

Der Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf Lebensdauer und Verhalten verschiedener Termitenarten

Inauguraldissertation

zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Universität Basel

von

Eberhard Ernst

Laufen/BE

Basel 1957

VERLAG FÜR RECHT UND GESELLSCHAFT AG., BASEL

Genehmigt von der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät auf
Antrag der Herren Professoren R. GEIGY und A. PORTMANN.

Basel, den 5. März 1957.

W. Becker, Dekan.

Der Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf Lebensdauer und Verhalten verschiedener Termitenarten.

Von EBERHARD ERNST.



Inhalt

I. EINLEITUNG	97
II. MATERIAL	99
III. LEBENSDAUER BEI VERSCHIEDENEN LUFTFEUCHTIGKEITEN	101
A. Allgemeines	101
B. Technik der Lebensdauerversuche	103
C. Ergebnisse	104
D. Diskussion	112
IV. VERHALTEN GEGENÜBER LUFTFEUCHTIGKEIT	119
A. Allgemeines	119
B. Technik der Verhaltensversuche	119
C. Ergebnisse an Nasutitermes	122
D. Ergebnisse an Kaloterme	130
E. Ergebnisse an Reticulitermes	136
F. Ergebnisse an Zootermopsis	140
G. Reaktionen antennenloser Termiten	144
H. Diskussion	146
V. LITERATUR	150
VI. ZUSAMMENFASSUNG, RÉSUMÉ, SUMMARY	154

I. EINLEITUNG.

Der Einfluß abiotischer Faktoren, wie Temperatur und Luftfeuchtigkeit, auf die verschiedensten Lebensäußerungen der Insekten fand bei vielen Forschern Beachtung. Die älteren Arbeiten über die Beziehungen zwischen Klima und Insekten wurden von BACHMETJEW (1907), UVAROV (1931) und von BUXTON (1932 a) zusammengefaßt. Seither sind zahlreiche weitere Beiträge zu diesem Problemkreis geleistet worden.

Es bestehen sehr enge Beziehungen zwischen den physiologischen Bedürfnissen der Insekten und ihrer Ökologie und geographischen Verbreitung. Häufig bewohnen nahe verwandte Arten Gebiete und Biotope, die hinsichtlich ihrer makro- und mikroklimatischen Bedingungen bedeutend voneinander abweichen. Parallel zu dieser in der Natur beobachteten räumlichen Trennung konnte

im Versuch mit kontrollierbaren Klimafaktoren dieses unterschiedliche Verhalten vielfach bestätigt, bzw. näher analysiert werden. Kenntnis dieser Zusammenhänge ist nicht nur von theoretischem, sondern auch von gewissem praktischem Interesse. So hat die Schädlingsbekämpfung solche Untersuchungen wesentlich gefördert, hauptsächlich an jenen Insekten, die infolge ihrer Schädlichkeit oder wegen ihrer Verwendung bei der Prüfung von Materialien und chemischen Bekämpfungsmitteln im Vordergrund stehen.

Die bekannten Holz- und Vegetationsschädlinge der Tropen und Subtropen, die Termiten, halten sich zeitlebens in Bauten und Gängen auf, die von der Außenwelt weitgehend isoliert sind. Nur gelegentliche Wanderzüge sowie der kurze Schwärmflug der Geschlechtstiere unterbrechen dieses Leben in völliger Abgeschlossenheit. Nun besitzen die Termiten — wenn man von der Kopfkapsel absieht — ein relativ schwach chitinisiertes Integument, welches den Körper vor Wasserverlust nur unvollkommen schützt, ein Nachteil, der aber durch die abgesonderte soziale Lebensweise und gewisse besondere Einrichtungen ihrer Nestbauten kompensiert wird. Alle Messungen stimmen darin überein, daß die Atmosphäre in den Nestern und teilweise auch in den Galerien, die sie im Holz und in der Erde anlegen, stets nahezu feuchtigkeitsgesättigt ist (FYFE & GAY 1938, LÜSCHER 1956 b). Wenn während der Trockenzeit in den Tropen die Luftfeuchtigkeit in den obersten Nestkammern absinkt, pflegen die Termiten diese Kammern zu verlassen und sich in tiefer gelegene, feuchtere Nestabschnitte zurückzuziehen. Im trockenen Sand der Sahara fanden GRASSÉ & NOÏROT (1948) Termitennester, deren Inneres relativ feucht war. Dies deutet auf weit nach unten reichende Gänge sowie auf einen aktiven Wassertransport aus der Tiefe des Grundwasserspiegels.

Laboratoriumsversuche bestätigen, daß das vitale Optimum der Termiten verhältnismäßig eng begrenzt ist, daß sie somit als stenohygre Insekten zu bezeichnen sind, deren Aktivität und Entwicklung nur in feuchter Atmosphäre optimale Werte erreichen. Hohe Luftfeuchtigkeit ist daher auch Vorbedingung für erfolgreiche Zucht.

Diese Beobachtungen lassen bei den Termiten auch einen besonders gut ausgeprägten Sinn für Feuchtigkeit erwarten. Wir haben uns in dieser Arbeit die Aufgabe gestellt, über diesen Feuchtigkeitssinn Näheres zu erfahren. Die reichhaltigen, auf verschiedenen Übersee-Expeditionen laufend ergänzten Termitenzuchten des Schweizerischen Tropeninstitutes boten uns Gelegenheit, diese Untersuchungen an vier Termitenarten verschiedener Herkunft und von verschieden hoher sozialer Differenzierung vergleichend durchzuführen. Beim Überprüfen des individuellen Verhaltens gegenüber Luftfeuchtigkeit mußte allerdings die soziale Lebensweise stets mitberücksichtigt und in den Versuchen nach neuartigen Methoden dem Zusammenwirken von Gruppen besondere Beachtung geschenkt werden. Gleichzeitig wurde auch die Widerstandsfähigkeit der vier Termitenarten gegenüber Austrocknung in verschiedenen Luftfeuchtigkeitsstufen geprüft, ebenfalls unter Berücksichtigung des sozialen Faktors. Die Ergebnisse der letzteren Versuche sind bereits teilweise in einer vorläufigen Mitteilung veröffentlicht (GEIGY & ERNST 1951). Über die Feuchtigkeitsreaktionen wurde an der 2. Tagung der «Internationalen Union zum Studium der sozialen Insekten» 1955 in Würzburg zusammenfassend berichtet (ERNST 1956).

An dieser Stelle möchte ich auch meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. R. GEIGY, Vorsteher des Schweizerischen Tropeninstitutes, unter dessen Leitung die vorliegende Dissertation entstanden ist, für seine lebenswürdige Anteilnahme und stete Hilfsbereitschaft bei der Durchführung und Auswertung meiner Versuche sowie der oft schwierigen Materialbeschaffung aus den Tropen herzlichst danken. Ebenso dafür, daß er mir ermöglichte, jeweiligen während

mehreren Sommerwochen in Südfrankreich Termiten im Freiland zu beobachten und für die Versuche zu sammeln. Herzlichen Dank schulde ich auch Herrn Prof. Dr. M. LÜSCHER (Bern), welcher mir während seiner Tätigkeit am Schweizerischen Tropeninstitut vielerlei Kenntnisse über die Biologie und Physiologie der Termiten zu vermitteln wußte und mir auch bei den Versuchen mit wertvollen Ratschlägen zur Seite stand. Je remercie également M. le Professeur G. PETIT et le personnel du Laboratoire Arago de leur hospitalité et pour les renseignements précieux qu'ils m'ont fournis sur les Termites des environs de Banyuls. Nicht zuletzt danke ich meiner lieben Frau für ihr Vertrauen und ihre Hilfe bei der Zusammenstellung der Tabellen.

II. MATERIAL.

Die vier untersuchten Termitenarten, die keine Pilze züchten, gehören systematisch vier verschiedenen Familien an:

Familien ¹	Untersuchte Arten
MASTOTERMITIDAE ²	
KALOTERMITIDAE	<i>Kaloterme flavicollis</i>
HODOTERMITIDAE	<i>Zootermopsis nevadensis</i>
RHINOTERMITIDAE	<i>Reticulitermes lucifugus</i>
TERMITIDAE	<i>Nasutitermes arborum</i>

Alle hier verwendeten Termiten sind eingesammelt und während mehr oder weniger langer Zeit im Schweizerischen Tropeninstitut gehalten worden. Sie entstammen teilweise ganz verschiedenen Gebieten und Biotopen und unterscheiden sich auch bezüglich ihrer Lebensweise, weshalb im folgenden zuerst auf ihre Herkunft und Biologie kurz eingegangen werden soll.

1. *Kaloterme flavicollis* (Fabricius):

Diese Termitenart kommt im ganzen Küstengebiet rings um das Mittelmeer vor, dessen Klima sich durch sehr warme Sommer und milde Winter auszeichnet und so eine dauernde Ansiedlung ermöglicht. Unsere *Kaloterme*-Versuchstiere wurden alle an der französischen Mittelmeerküste am östlichen Fuß der Pyrenäen in der Umgebung von Banyuls gesammelt, wo neben Rebstöcken auch eine Reihe von Laubbäumen, so Korneichen, Platanen, Zürgelbäume u. a., befallen sind (RICHARD 1950 b). Als ergiebigste Quelle haben sich Zürgelbäume (*Celtis australis*, «Micocoulier») erwiesen, in denen die Kolonien besonders individuenreich (500—3000 Tiere) sind.

Kaloterme flavicollis baut kein eigentliches Nest auf. Die Kolonien fressen sich fortlaufend ins Holz hinein, wobei ein unregelmäßiges System von Gängen entsteht, vor allem in den aufgebrochenen und teilweise abgestorbenen unteren Stammteilen. Die älteren Gänge in den äußeren und langsam vermodernden Holzteilen sind meist verlassen. Am zahlreichsten halten sich die Termiten in den an das lebende Holz angrenzenden Gängen auf und greifen vermutlich das lebende Holz an, dieses damit zum Absterben bringend. Wenn auch manche Gänge bis hinunter in die Wurzeln reichen (besonders bei Rebstöcken), so lebt *Kaloterme flavicollis* doch ohne Erdverbindung, wie auch die meisten

¹ HOLMGREN (1911) unterschied nur 4 Familien (Masto-, Pro-, Meso- und Metatermitidae). Die obige Einteilung der Isoptera in 5 Familien ist heute aber allgemein anerkannt (SJÖSTEDT 1925, SNYDER 1949).

² Nur eine einzige, in Australien lebende, primitive Art, *Mastoterme darwiniensis*.

Kalotermitidae ihre Nester ausschließlich im Holz anlegen und sogar in isolierten Dachbalken existieren können (dry-wood termites). Durch diese Besonderheit der Nestanlage ohne Erdverbindung unterscheidet sich *Kalotermes flavicollis* von den übrigen drei untersuchten Termitenarten.

Begünstigt durch die einfache Lebensweise im Holz und durch die Fähigkeit, auch in kleineren Gruppen am Leben zu bleiben, kann *Kalotermes flavicollis* verhältnismäßig leicht im Laboratorium gehalten und gezüchtet werden, vorausgesetzt, daß neben geeigneter Ernährung auch optimale Temperatur und Luftfeuchtigkeit geboten werden. Ihre starke Angriffslust und große Resistenz haben diese Art — wenigstens in Europa — zu einem häufig verwendeten Versuchstier für Material- und Schutzmittelprüfungen werden lassen.

2. *Reticulitermes lucifugus* (Rossi):

Das Verbreitungsgebiet von *Reticulitermes lucifugus* stimmt mit jenem von *Kalotermes flavicollis* ziemlich genau überein (Mittelmeerländer). Die verwendeten *Reticulitermes* wurden ebenfalls in der näheren Umgebung von Banyuls gesammelt. Auch sie befallen dort Rebstöcke, Zürgelbäume und sehr oft ältere Wurzelstöcke von Pinien. Daneben dringen sie auch in Häuser ein und haben in Südfrankreich und Italien seit Jahrzehnten beträchtlichen Schaden angerichtet.

Im Gegensatz zu *Kalotermes* legen die *Reticulitermes*, deren Staaten bis zu 10 000 Tiere enthalten können, ein unregelmäßiges Gangsystem im Erdboden an, gerne auch unter Steinplatten nach Ameisenart (RICHARD 1950 b). Sie werden als unterirdische (subterranean) Termiten bezeichnet. Von dort aus befallen sie das zur Nahrung benötigte Holz, in welchem sie ebenfalls Gänge und Kammern anlegen. Größere Hohlräume füllen sie mit einer bräunlichen, schwammartigen Masse, die aus Erdpartikeln, vermischt mit Speichel und Exkrementen, besteht. Aus demselben Material errichten sie ihre Laufgänge, um Holz zu befallen, welches nicht direkt mit dem Erdboden in Kontakt steht. In den Wurzelstöcken der Zürgelbäume wurden sehr oft Gänge von *Reticulitermes* dicht neben jenen von *Kalotermes* angetroffen. Beide Nestsysteme sind aber nie miteinander verbunden; beim gleichzeitigen Eröffnen benachbarter Gänge brechen zwischen den Soldaten beider Arten heftige Kämpfe aus³. Da die *Reticulitermes* überall flüssige Exkrettropfen auf dem Substrat deponieren, lassen sich ihre Gänge von denen der *Kalotermes* leicht unterscheiden.

Reticulitermes lucifugus kann im Laboratorium gezüchtet werden, wenn man sie in größeren Gruppen hält und ihrer subterranean Lebensweise sowie ihrem Feuchtigkeitsbedürfnis Rechnung trägt. Auch diese Art wird zu Materialprüfungen herangezogen.

3. *Zootermopsis nevadensis* (Hagen):

Zootermopsis nevadensis ist an der ganzen nordamerikanischen Westküste verbreitet, kommt aber hauptsächlich in den feuchten Sequoiawäldern des Küstengebietes von Kalifornien vor. Ihre Kolonien können bis etwa 5000 Tiere umfassen. *Zootermopsis* legen wie *Kalotermes* ihre Nester direkt im Holz an; im Gegensatz zu diesen bevorzugen sie ausschließlich sehr feuchtes Holz (damp-wood termites), welches im oder auf dem Boden liegt, also meistens

³ In den Wurzelstöcken des Zürgelbaumes haben sich vielfach auch Ameisenkolonien eingenistet, welche oft innert kurzer Zeit über die in den geöffneten Gängen wehrlosen Termiten herfallen und sie wegschleppen. Dies zeigt, welch ein scharfer Konkurrenzkampf in diesem eng begrenzten Lebensraum herrscht.

morsches oder zerfallendes Holz. Neben Wurzelstöcken, Baumstümpfen und gefälltten Bäumen können sie auch Häuser, Telegraphenmasten, hölzerne Brückenpfeiler etc. befallen (CASTLE 1946). Die verwendeten *Zootermopsis* stammen aus Kalifornien und werden seit 1949 im Tropeninstitut gezüchtet.

4. *Nasutitermes arborum* (Smeathman):

Diese afrikanische Baumtermitenart ist von Senegal bis zum Kap verbreitet und kommt vor allem in den Regenwäldern der tropischen Westküste vor. Sie ist ebenfalls in feuchten Galerienwäldern anzutreffen, fehlt dagegen in der offenen Buschlandschaft. Die individuenreichen Kolonien leben in über kopfgroßen Holzkartonnestern, die an Stämmen, Ästen oder Lianen zwei bis mehrere Meter hoch über dem Erdboden aufgehängt sind. Das Nest ist durch gedeckte Galerien, welche die Stammoberfläche überziehen, mit dem Erdboden verbunden, von wo die Termiten aus der Tiefe ihr Wasser emporholen und im umherliegenden Holz ihren Nahrungsbedarf decken. Die untersuchten *Nasutitermes* wurden zwei Nestern entnommen, welche in den Jahren 1949 und 1952 von der Elfenbeinküste importiert und längere Zeit im Schweizerischen Tropeninstitut gehalten wurden. Nach SJÖSTEDT (1925) wurden sie als *Nasutitermes arborum* bestimmt.

Auf Grund der verschiedenen Anlage ihrer Nester können die vier untersuchten Termitenarten nach LIGHT (1946) folgenden Haupttypen zugeordnet werden:

A: Holzgrabende Termiten

- | | |
|------------------------------|--------------------------------|
| 1. Trockenholzformen | <i>Kaloterme flavicollis</i> |
| 2. Feuchtholzformen | <i>Zootermopsis nevadensis</i> |

B: Erdgrabende Termiten

- | | |
|-------------------------------------|---------------------------------|
| 1. Unterirdische Formen | <i>Reticulitermes lucifugus</i> |
| 2. Hügelbauende Formen | |
| 3. Kartonnestbauende Formen | <i>Nasutitermes arborum</i> |

Bei der Besprechung unserer Ergebnisse werden wir noch sehen, inwiefern die unterschiedlichen Feuchtigkeitsbedingungen dieser Nesttypen für die Lebensdauer und für das Verhalten der Termiten von Bedeutung sind (Seite 117 und 150).

III. LEBENSDAUER DER TERMITEN BEI VERSCHIEDENEN LUFTFEUCHTIGKEITEN.

A. Allgemeines.

Die Lebensdauer der Insekten wird durch Hunger, Temperatur und Austrocknung bestimmt. Dabei beeinflußt die Luftfeuchtigkeit die Stärke der Verdunstung, die auch bei Insekten im allgemeinen dem Sättigungsdefizit proportional ist (Dalton'sches Gesetz) (BUXTON 1931 a, 1932). Zur Aufrechterhaltung der normalen Lebensfunktionen muß der stete Wasserverlust durch entsprechende Aufnahme kompensiert werden. Besonders für kleine terrestrische Insekten ist es außerordentlich wichtig, daß ihr Wassergehalt ein bestimmtes Minimum nicht unterschreitet.

Hinsichtlich der Widerstandsfähigkeit gegenüber Austrocknung lassen sich

zwei Gruppen unterscheiden: Euryhygre und stenohygre Insekten. Die ersten sind widerstandsfähiger und können auch in trockener Luft leben, während die stenohygren auf einen verhältnismäßig eng begrenzten Luftfeuchtigkeitsbereich, meist nahe der Sättigung, angewiesen sind. Die euryhygren Insekten können durch mannigfache Einrichtungen eine allzu starke Wasserabgabe verhindern: Wachsschicht der Cuticula (GUNN 1933), Spirakelverschluß (MEL-LANBY 1934, 1935, GEIGY & HUBER 1952), Abgabe von sehr trockenem Kot (WIGGLESWORTH 1932), Steigerung des Körperwassergehaltes durch vermehrte Nahrungsaufnahme oder Verbrennung von Reservestoffen (BUXTON 1930, MEL-LANBY 1932, FRAENKEL & BLEWETT 1945, LECLERCQ 1948).

Die Termiten sind ausgesprochen stenohyger und sind durch ihre relativ dünne Körperhaut wohl nur dürftig gegen Austrocknung geschützt. Nach COOK & SCOTT (1932) gehen Zootermopsis ein, wenn der Wasserverlust 20—38% (normaler Wassergehalt 74—80%) erreicht hat. Daß die geringe Widerstandsfähigkeit durch ihre soziale und abgeschlossene Lebensweise weitgehend wettgemacht wird, wurde schon erwähnt (Seite 98). Die Erfahrungen aus Laboratoriumszuchten zeigen ebenfalls, daß die Termiten nur in fast feuchtigkeitsgesättigter Atmosphäre lebens- und vermehrungsfähig sind (GÖSSWALD 1941 b, 1943, 1955, BECKER 1942, 1948, GAY u. a. 1955).

Vergleichende Untersuchungen über Lebensdauer und Austrocknungsgrad der Insekten (GUNN 1935, WIGGLESWORTH 1945, LECLERCQ 1946 b) ergaben, daß die Verdunstungsgeschwindigkeit von der Größe der Tiere abhängig ist, indem bei kleinen Tieren die verdunstende Oberfläche im Verhältnis zum Gewicht resp. zum Wassergehalt viel größer ist. Die Widerstandsfähigkeit gegen Austrocknung steht mit den Feuchtigkeitsverhältnissen der natürlichen Standorte in Zusammenhang. GÖSSWALD (1938) verglich die Lebensdauer von ökologisch verschiedenen Ameisenarten unter bestimmten Luftfeuchtigkeiten mit den Eigenarten der Biotope: Zwar leben alle untersuchten Ameisen bei 100% r.LF am längsten, doch waren Arten aus Nestern in Steinplatten gegen niedrige Luftfeuchtigkeiten unempfindlicher als solche, die in feuchten Biotopen leben.

Diese Beziehungen wurden bei Termiten ebenfalls festgestellt. So fand WILLIAMS (1946) zwischen *Reticulitermes tibialis* und *R. hesperus*, welche beide auf hohe und konstante Feuchtigkeit angewiesen sind, Unterschiede in den minimalen Feuchtigkeitsansprüchen, die zum Eingraben und Fortbestehen der Kolonien notwendig sind; auf trockenem Filtrierpapier geht *R. hesperus* rascher ein als *R. tibialis*. Diese Befunde stimmen mit ihrer Verbreitung in Kalifornien überein, wo *R. tibialis* an trockeneren Stellen gefunden wird. Im gleichen Sinne steht die unterschiedliche Widerstandsfähigkeit von drei *Reticulitermes*-Arten (*R. tibialis*, *R. flavipes* und *R. arenicola*) aus der Umgebung von Chicago im Zusammenhang mit ihrer lokalen und allgemeinen Verbreitung (STRICKLAND 1950).

Die in sozialer Abhängigkeit lebenden Tiere sind physiologisch und auch ethologisch besonders zu beurteilen, je nachdem, ob sie allein oder in Gruppen untersucht werden. Die Gruppe übt auch in physiologischer Hinsicht einen Einfluß auf das Einzeltier aus. Dabei ist die «Massenwirkung», welche meist die Folge einer physikalisch-chemischen Milieuveränderung darstellt, von der «Gruppenwirkung» zu unterscheiden, die — durch Sinnesstimulierung verursacht — mehr psycho-physiologischen Charakter besitzt und daher schon bei wenigen Tieren zur Geltung kommt (GRASSÉ 1946). Die Gruppenwirkung wird vor allem bei sozialen Insekten beobachtet, und ihr Fehlen tritt bei isoliert untersuchten Individuen deutlich in Erscheinung. GRASSÉ & CHAUVIN (1944) wiesen diese gegenseitigen physiologischen Wirkungen zwischen sozialen Tieren an Hand der Mortalität von isolierten und gruppierten Ameisen, Bienen, Wespen und Termiten nach. Bei *Reticulitermes lucifugus* hängt die Lebensdauer, der Kannibalismus und die Fraß- und Bautätigkeit direkt von der Größe der Gruppe ab.

B. Technik der Lebensdauerversuche.

Zur Feststellung des Luftfeuchtigkeitseinflusses auf die Lebensdauer wurden in unseren Versuchen die Termiten entweder einzeln oder in Gruppen zu je 5 Tieren ohne Nahrung in kleinen unverschlossenen Glastuben (10×40 mm) den verschiedenen Feuchtigkeitsstufen ausgesetzt (Abb. 1).

Die Herstellung bestimmter Luftfeuchtigkeiten beruht auf der Tatsache, daß wäßrige Salzlösungen einen geringeren Sättigungsdruck aufweisen als reines Wasser (Raoult-Van't Hoff'sches Gesetz). Nach den Angaben von BUXTON (1931 b), BUXTON & MELLANBY (1934), LECLERCQ (1946 a) und SOLOMON (1951) wurde eine Reihe von Luftfeuchtigkeitsstufen durch folgende übersättigte Lösungen erzielt:

P_2O_5 (trocken)		3% r.LF
$ZnCl_2$		17% r.LF
$CaCl_2$ krist.		33% r.LF
$Ca(NO_3)_2$ krist.		54% r.LF
$NaCl$		74% r.LF
KCl		86% r.LF
KNO_3		94% r.LF

Diese konzentrierten Salze regulieren sich weitgehend selbständig, und ihre Übersättigung ist jeweilen am noch ungelösten Salz leicht zu erkennen. In vollkommen feuchtigkeitsgesättigter Luft konnten keine brauchbaren Ergebnisse erzielt werden, da die Termiten infolge starker Kondenswasserbildung häufig ertranken. Die r.LF in den Versuchsgefäßen wurde mit kleinen runden Lambrecht-Haarhygrometern ($\pm 2\%$) dauernd kontrolliert.

Die Tiere wurden während der Versuche nicht gefüttert, da es ganz allgemein sehr schwierig ist, optimale Ernährung zu garantieren. Bei sozial hochdifferenzierten Arten, wie *Nasutitermes*, sind auch größere Bruchstücke einer Kolonie trotz Nahrung nur mit Mühe während längerer Zeit am Leben zu halten. Die Termiten der weniger evoluierten Familien können bereits in Gruppen von nur wenigen Individuen gezüchtet werden; bei Einzelhaltung verweigern

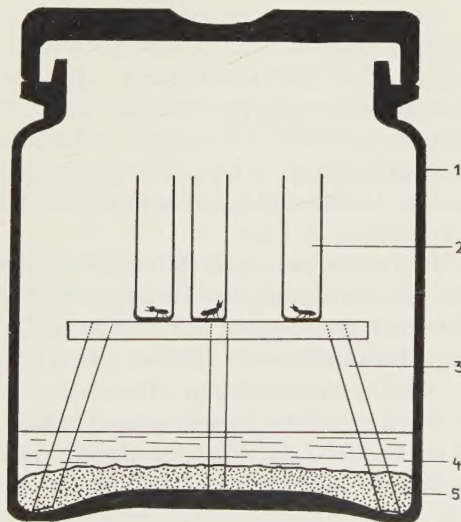


Abb. 1. Versuchsanordnung zur Bestimmung der Lebensdauer bei konstanter Luftfeuchtigkeit.

- 1 = $\frac{3}{4}$ -Liter-Sterilisierglas
- 2 = Glastuben mit Termiten
- 3 = Einsatz
- 4 = übersättigte Salzlösung
- 5 = ausgefälltes Salz

sie jedoch oft jegliche Nahrungsaufnahme und können zudem die bei jeder Häutung verlorengehenden Darmsymbionten ohne Überrasung durch Nestgenossen nicht ersetzen, symbiontenfreie Individuen sind aber nicht mehr fähig, Holznahrung zu verdauen. Der Hungerversuch gewährleistet somit die einheitlichsten Bedingungen.

Die Versuche fanden in einem klimatisierten Zuchtraum bei konstanter Temperatur von 26° C statt und wurden tagsüber am ersten Tag in 2stündigen, an den folgenden Tagen in 4stündigen Abständen kontrolliert. Im Laufe der Beobachtungszeit nahm die Bewegungsfähigkeit der Termiten sichtbar ab: nach anfänglichem Torkeln fielen sie immer häufiger auf den Rücken und konnten sich schließlich nicht mehr erheben. Die Lebensdauer wurde so bestimmt, daß man den zeitlichen Mittelwert errechnete zwischen dem Zeitpunkt der letzten Kontrolle und der später eingetretenen völligen Bewegungslosigkeit.

C. Ergebnisse.

1. Einzelversuche.

Die Ergebnisse der Lebensdauerversuche sind in Abb. 2 aufgezeichnet, welche die mittlere Lebensdauer einzeln gehaltener Larven bzw. Arbeiter in den verschiedenen Luftfeuchtigkeitsstufen (verschiedenes Sättigungsdefizit) enthält. Das Zahlenmaterial dafür wurde bereits früher (GEIGY & ERNST 1951) veröffentlicht.

Für die Dauer der Überlebenszeit ist bei allen Termitenarten der Grad der Lufttrockenheit und die dadurch bedingte Austrocknungsgeschwindigkeit bestimmend, indem mit abnehmender Luftfeuchtigkeit die Lebensdauer der Tiere wesentlich verkürzt wird. Vergleicht man die Lebensdauer der verschiedenen Arten bei gleichen Luftfeuchtigkeiten, so ergeben sich zum Teil beträchtliche Unterschiede.

Kaloterms erweist sich als am resistantesten, vermag sie doch in ganz trockener Luft durchschnittlich 5 Tage zu leben. Mit zunehmender Luftfeuchtigkeit wird auch die Lebensdauer zuerst gleichmäßig verlängert, bis 85% r.LF auf 10 Tage, bei weiterer Erhöhung auf 95% r.LF sogar auf 17 Tage.

Zootermopsis erträgt trockene Luft während 3 Tagen. Zunehmende Luftfeuchtigkeit steigert die Überlebenszeit: bei 95% r.LF erreicht sie 23 Tage.

Reticulitermes hält Trockenheit durchschnittlich nur 10 Stunden aus. Erhöhung der Luftfeuchtigkeit fördert die Lebensdauer in den niedrigen Stufen nur wenig (55% r.LF: 17 Std.), in den höheren wesentlich mehr (75% r.LF: 42 Std., 95% r.LF: 67 Std.).

Nasutitermes ist ganz besonders stenohyger. Die Lebensdauer in trockener Luft ist sehr kurz (4 Std.); im mittleren Feuchtigkeitsbereich (55% r.LF) steigt sie auf 11 Std.; in höheren Luftfeuchtigkeiten wird sie wie bei *Reticulitermes* bedeutend verlängert (95% r.LF: 43 Std.) (vgl. Abb. 6).

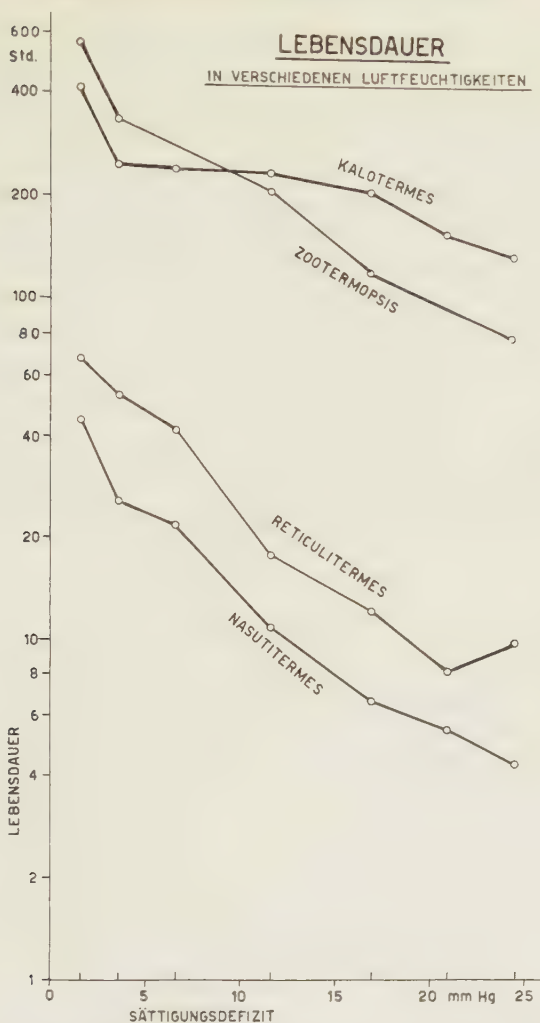


Abb. 2. Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Lebensdauer hungernder Arbeiter, bzw. Larven von vier Termitenarten.

Bei den Soldaten ist die Luftfeuchtigkeit in ähnlichem Maße bestimmend für die Lebensdauer. Bei *Nasutitermes*, wo Soldaten in größerer Anzahl zur Verfügung standen, zeigte sich, daß sie in allen Feuchtigkeitsstufen eine etwas größere Widerstandsfähigkeit gegen Austrocknung aufweisen als die Arbeiterkaste. Die Überlebenszeit ist ungefähr um ein Drittel verlängert (Abb. 5). Bei *Kaloterмес*, *Zootermopsis* und *Reticulitermes* konnte die Kaste der Soldaten, welche bei diesen Arten nur einen kleinen Anteil der Kolonie ausmacht, lediglich stichprobenweise untersucht werden.

Die wenigen Befunde scheinen die an *Nasutitermes* gewonnenen Ergebnisse nicht zu bestätigen: In trockener Luft stimmt die Lebensdauer mit jener der Larven meist ziemlich überein, in feuchter Luft liegen die Werte zwar noch im Streubereich der Larven, deuten aber eher auf eine kürzere Lebensdauer hin. Bei den relativ großen Soldaten von *Zootermopsis* ist dies in allen untersuchten Feuchtigkeitsstufen der Fall, wobei auch nachgewiesen werden kann, daß bei ihnen der tägliche Gewichtsverlust prozentual größer ist als bei den Larven (vgl. S. 109).

2. Verlauf der Gewichtsabnahme.

Um nähere Einblicke in die Wirkung der Luftfeuchtigkeit auf die hungernden Versuchstiere zu gewinnen, wurde die Gewichtsabnahme einzeln gehaltener Termiten verfolgt. Dazu wurden die Tiere bis zum Tode täglich um die gleiche Zeit auf einer Federwaage («Roller-Smith») auf 0.1 mg genau gewogen.

a. *Kaloterme*s.

Die deutlich verschiedene Gewichtsabnahme sei zunächst an einem Beispiel von je 5 Larven in 20% und in 95% r.LF dargestellt (Abb. 3). Die untersuchten Larven wogen zwischen 5.7—7.4 mg und wurden auf beide Gruppen gleichmäßig verteilt, so daß sich mittlere Anfangsgewichte von 6.54 mg, resp. 6.56 mg ergaben. Die durchschnittliche Lebensdauer betrug 176 Stunden (= 7½ Tage) in 20% r.LF und 427 Stunden (= 17½ Tage) in 95% r.LF, was mit den obigen Ergebnissen an *Kaloterme*s-Larven übereinstimmt.

Die Larven in trockener Luft verloren bedeutend rascher an Gewicht als jene in feuchter Luft: In 20% r.LF nahmen sie täglich um 0.50 mg, d. h. 7.6% des Anfangsgewichtes, ab, in 95% r.LF dagegen nur um 0.14 mg (2.1%); der tägliche Gewichtsverlust der trocken gehaltenen Tiere war somit mehr als dreimal so groß. Diese Werte sind Durchschnittswerte, denn in Wirklichkeit verlief der Gewichtsverlust während der Beobachtungszeit nicht so gleichmäßig, indem während der ersten zwei bis drei Tage stets eine etwas größere Gewichtsabnahme festgestellt wurde. Auch nach dem Tode erfolgte weiterer, jedoch nicht verstärkter Gewichtsabfall, bis der Insektenkörper mit der Umwelt in hygroskopischem Gleichgewicht stand.

Dieser Versuch bestätigt auch, daß der Körpergröße eine gewisse Bedeutung für Lebensdauer und Gewichtsverlauf zukommt. Sowohl in feuchter wie in trockener Luft wiesen die größeren Larven stets eine deutlich längere Lebensdauer und einen prozentual et-

was geringeren Gewichtsverlauf auf (vgl. S. 115). Ebenso zeigten sich Unterschiede im Gesamtverlust bis zum Tod, indem bei beiden Gruppen die kleineren Larven nach geringerer Gewichtsabnahme starben.

Die absoluten Todesgewichte lagen somit innerhalb der beiden Luftfeuchtigkeitsstufen sehr nahe beieinander: 4.0—4.4 mg in 95% r.LF und 2.5—3.2 mg in 20%, unterscheiden sich — trotz gleichem Durchschnittswert am Anfang — beträchtlich, was auch in Abb. 3 zu erkennen ist. Die Larven in 20% r.LF starben nach einem Verlust von 55.6% des Anfangsgewichtes, jene in 95% r.LF dagegen nach nur 36.8% Verlust.

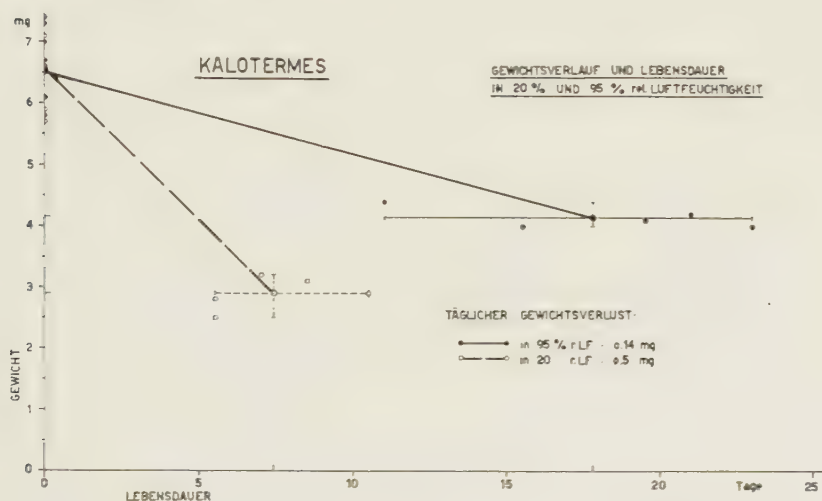


Abb. 3. Unterschiedliche Gewichtsabnahme und Lebensdauer von *Kaloterмес*-Larven in zwei Luftfeuchtigkeiten.

Wenn nun einerseits angenommen wird, daß in trockener Luft der Wasserverlust allein als lebensbegrenzender Faktor wirkt, so kann auf der anderen Seite für den Tod der Larven in feuchter Luft nicht dieselbe Ursache verantwortlich gemacht werden. Bei längerem Hunger findet stets eine Mobilisierung von Reservestoffen statt, was sich dann besonders in feuchtem Milieu lebensverlängernd auswirken kann.

Daher wurde der Gehalt an Wasser, Trockensubstanz und Fett während des Hungerns in beiden Luftfeuchtigkeiten gesondert verfolgt (Tab. 1 und Abb. 4). In 20% r.LF wurden die Tiere während 5 Tagen, in 95% r.LF während 5, 10, 15 und 20 Tagen bei Einzelhaltung dem Hunger ausgesetzt und dann dem Trockenprozeß (105° C) und dem Aetherauszug unterworfen. Für jede Bestim-

mung wurden 10 Larven benutzt. Weitere 10 Larven dienten zur Feststellung des normalen Wasser-, Trockensubstanz- und Fettgehaltes. Die Versuchstiere stammten aus einem größeren Nest und wurden so verteilt, daß das durchschnittliche Anfangsgewicht in allen Gruppen gleich war.

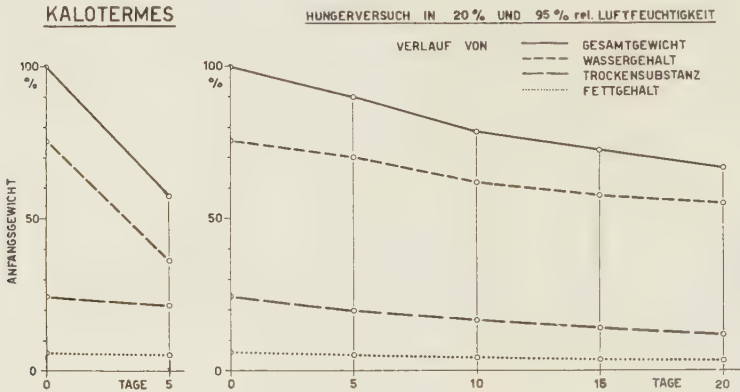


Abb. 4. Wassergehalt, Trockensubstanz und Fettgehalt von Kaloterme-Larven in zwei Luftfeuchtigkeiten.

Für die Kontrolltiere ergab sich folgende Verteilung:

Anfangsgewicht (AG) = 6.8 mg
Wassergehalt (WG) 75.5% AG
Trockensubstanzgehalt (TG) 24.5% AG
Fettgehalt (FG) 6.0% AG = 24.6% TG
Verhältnis WG: TG 3.15

Bei den Versuchstieren in trockener Luft sank das Gesamtgewicht innerhalb von 5 Tagen auf 57.4%, was einem täglichen Gewichtsverlust von 8.5% entspricht, in feuchter Luft dagegen während 5 Tagen nur auf 89.8% (täglich 2.1%) und nach 20 Tagen auf 66.2%. Diese Werte stimmen mit denen des vorhergehenden Versuchs überein (Seite 106) (auf Lebensdauer berechneter Gewichtsverlust: 55% in trockener, 35% in feuchter Luft).

TABELLE 1.

Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf den prozentualen Gehalt an Wasser, Trockensubstanz und Fett von Kaloterme-Larven.

	Tage	Gesamtgewicht %	Wasser %	Trockensubstanz %	Fett %	WG/TG
20% r.LF	0	100	100	100	100	3.15
	5	57.4	47.7	86.9	85.3	1.69
95% r.LF	0	100	100	100	100	3.15
	5	89.8	92.9	80.3	85.3	3.55
	10	78.0	81.5	67.1	68.2	3.74
	15	72.1	77.2	56.3	56.1	4.21
	20	66.2	72.2	47.4	51.2	4.69

Nun zeigte sich aber, daß dieser Gewichtsverlust nicht allein aus Wasserverdunstung bestand, denn in beiden Luftfeuchtigkeitsstufen nahmen auch die Trockensubstanz und die Fette ab. In trockener Luft sank der Wassergehalt während 5 Tagen um mehr als die Hälfte (52.3%), Trockensubstanz und Fette verminderten sich nur um 13.1, resp. um 14.7%. Dadurch verringerte sich auch das Verhältnis Wasser/Trockensubstanz auf 1.69. Die Larven in feuchter Luft verloren während 5 Tagen 7.1% ihres ursprünglichen Wassergehaltes und nach 20 Tagen insgesamt nur 27.8%. Innert 5 Tagen wurden jedoch fast 20% der Trockensubstanz und fast 15% der Fette verbraucht. Die Trockensubstanzabnahme ist gegenüber Larven in trockener Luft gesteigert. Nach 20 Tagen fehlten mehr als die Hälfte der Trockensubstanz und fast die Hälfte der Fette. Diese vermehrte Abnahme der Trockensubstanz bei geringerer Wasserverdunstung führte zu einer fortschreitenden Steigerung des Verhältnisses Wasser/Trockensubstanz auf 4.69 nach 20 Tagen.

Es kann somit gesagt werden, daß die Larven von *Kaloterme*s in der trockenen Stufe am hohen Wasserverlust eingingen, während sie noch genügend Reservestoffe besaßen. In feuchter Luft war der Wasserverlust geringer, doch wurden die mobilisierbaren Reservesubstanzen während der längeren Lebensdauer weitgehend aufgebraucht, so daß die Tiere nur zum geringsten Teil an Entwässerung, sondern vielmehr an Hunger starben.

b. Zootermopsis.

Der bei *Kaloterme*s gefundene luftfeuchtigkeitsbedingte Gewichtsverlauf sollte auch bei den andern Termitenarten überprüft werden. Wegen ihres geringen Körpergewichtes sind aber *Reticulitermes* und *Nasutitermes* für diese Wägeversuche weniger geeignet, wohl aber die relativ großen *Zootermopsis*. In den Feuchtigkeitsstufen 85, 55, 35 und 0% r.LF wurden je 4 Larven bis zum Tode gewichtsmäßig verfolgt. Die Ergebnisse sind aus Tab. 2 und Abb. 5 zu ersehen.

Die Größe des täglichen Gewichtsverlustes nahm mit der Austrocknungskraft der Luft zu und betrug in trockener Luft das Vierfache dessen in 85% r.LF: 15,4, resp. 3.9%. Der Gesamtgewichtsverlust bis zum Tode der Larven war in der feuchteren Stufe jeweils etwas geringer als in der nächst trockenen Stufe.

Bei den Soldaten zeigte der Gewichtsverlust dieselbe Abhängigkeit von der Luftfeuchtigkeit wie bei den Larven: in 85% r.LF 4.8%, in 0% r.LF 21.4%, also ebenfalls rund das Vierfache. Verglichen mit Larven in der entsprechenden Luftfeuchtigkeitsstufe verloren die Soldaten pro Tag etwa ein Viertel mehr an Gewicht.

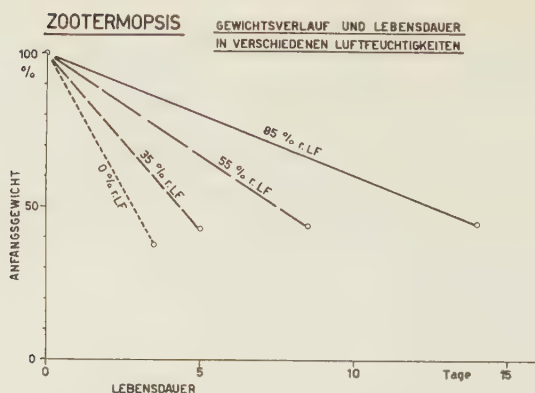


Abb. 5. Unterschiedliche Gewichtsabnahme und Lebensdauer von Zootermopsis-Larven in vier Luftfeuchtigkeiten.

TABELLE 2.

Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf den Gewichtsverlauf der Larven und Soldaten von Zootermopsis.

	85 ⁰ / ₀ r.LF	55 ⁰ / ₀ r.LF	35 ⁰ / ₀ r.LF	0 ⁰ / ₀ r.LF
<i>Larven</i>				
Lebensdauer	336 Std.	207 Std.	120 Std.	84 Std.
Anfangsgewicht	41.3 mg	43.3 mg	44.1 mg	43.2 mg
Gewichtsverlust	55.4 ⁰ / ₀	56.1 ⁰ / ₀	57.1 ⁰ / ₀	62.5 ⁰ / ₀
Verlust pro Tag	3.9 ⁰ / ₀	6.3 ⁰ / ₀	11.4 ⁰ / ₀	15.4 ⁰ / ₀
<i>Soldaten</i>				
Lebensdauer	240 Std.		84 Std.	60 Std.
Anfangsgewicht	73.4 mg		75.1 mg	74.0 mg
Gewichtsverlust	47.8 ⁰ / ₀		52.7 ⁰ / ₀	52.0 ⁰ / ₀
Verlust pro Tag	4.8 ⁰ / ₀		15.1 ⁰ / ₀	21.4 ⁰ / ₀

Der höhere Gewichtsverlust und die kürzere Lebensdauer der Soldaten von Zootermopsis, deren Anfangsgewicht ja bedeutend größer ist als dasjenige der Larven, steht in auffallendem Gegensatz zu den obigen Befunden an Kalotermes (und auch allgemein an Insekten), bei denen die größeren Tiere sowohl eine verhältnismäßig geringere Gewichtsabnahme als auch eine längere Lebensdauer aufwiesen (vgl. Diskussion Seite 118).

3. Gruppenversuche.

Die Widerstandsfähigkeit der einzeln gehaltenen Termiten gegenüber Austrocknung erwies sich auch in sehr hoher Luftfeuchtigkeit als erstaunlich gering, besonders bei Reticulitermes und Nasutitermes. Im Hinblick auf ihre soziale Lebensweise — und die

beiden genannten Arten stehen in dieser Beziehung auf höheren Stufen als *Kaloterms* oder *Zootermopsis* — kann angenommen werden, daß die Lebensdauer der Termiten durch die Gemeinschaftshaltung mehrerer Tiere verlängert wird. Daher wurden 1090 *Nasutitermes* in Gruppen zu je 5 Arbeitern, bzw. je 5 Soldaten, den verschiedenen Luftfeuchtigkeiten ausgesetzt. In Abb. 6 ist die erzielte Lebensdauer dieser Gruppenversuche gemeinsam mit jener der Einzelversuche aufgetragen (vgl. die Tabellen III a und III b in GEIGY & ERNST 1951).

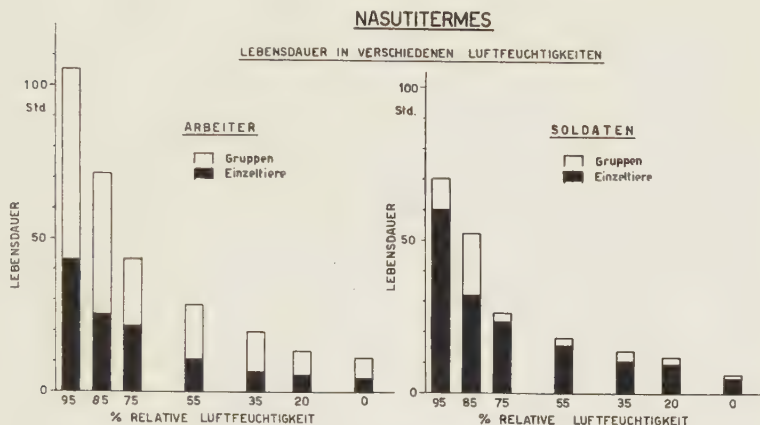


Abb. 6. Einfluß der Luftfeuchtigkeit und der Versuchstierzahl auf die Lebensdauer hungernder *Nasutitermes*-Arbeiter und -Soldaten.

Daraus ist zu ersehen, daß die Widerstandsfähigkeit der gruppierten *Nasutitermes* ebenfalls durch die Luftfeuchtigkeit bestimmt wird. Je größer die Austrocknungskraft der Luft ist, desto weniger lang leben die Termiten. Die Annahme, daß die Gruppierung die Lebensdauer verlängert, wird bestätigt, wobei sich aber in ihrer Wirkung ein deutlicher Unterschied zwischen Arbeitern und Soldaten zeigt. Die Lebensdauer der gruppierten Soldaten wird um etwa ein Viertel verlängert, während sie bei den Arbeitergruppen stets mehr als verdoppelt wird. Dadurch überleben die auf Grund der Einzelversuche weniger widerstandsfähigen Arbeiter, wenn sie in Gruppen gehalten werden, die Soldaten bei weitem.

Dieses Ergebnis beleuchtet eine der begünstigenden Wirkungen, welche die soziale Lebensweise auf die einzelnen Termiten der Kolonie ausübt.

*D. Diskussion.**1. Feuchtigkeitsoptimum.*

Die Versuche zur Bestimmung der Lebensdauer in den verschiedenen Luftfeuchtigkeiten ergaben, daß die Termiten ausgesprochen stenohygre Insekten sind, welche den Hungerversuch nur in sehr hohen Feuchtigkeiten während längerer Zeit ertragen können, und daß die Lebenszeit mit zunehmend austrocknender Wirkung der Luft beträchtlich verkürzt wird. Da in den Versuchen lediglich die Luftfeuchtigkeit verändert wurde, darf angenommen werden, daß diese für die wechselnde Überlebensdauer verantwortlich ist (vgl. Seite 104).

Die in Abb. 2 aufgetragenen Lebensdauerdaten der vier Termitenarten bilden jeweils annähernd eine Gerade. Dies ist aber auch eine Folge des logarithmischen Maßstabes der Ordinate; im normalen Maßstab gezeichnet, verlaufen die Kurven im untern Teil fast waagrecht, im obern ziemlich steil: d. h. im trockenen Luftfeuchtigkeitsbereich (10—25 mm Hg Sättigungsdefizit) wird die Lebensdauer durch Erhöhung der Luftfeuchtigkeit nur wenig, im feuchteren Bereich (unter 10 mm Hg) dagegen in wachsendem Maße verlängert. Die von BECKER (1942) und von GÖSSWALD (1942, 1955) veröffentlichten Angaben über die Lebensdauer von *Kaloterme*s und *Reticuliterme*s in verschiedenen Luftfeuchtigkeiten zeigen ebenfalls diesen starken Anstieg der Lebensdauerkurve im Bereiche der höheren Feuchtigkeiten.

Für die Termiten stellt daher die größtmögliche Feuchtigkeitssättigung der Luft die optimalste Bedingung dar, und schon eine geringe Senkung der Luftfeuchtigkeit wirkt sich in einer bedeutenden Verkürzung der Lebensdauer aus.

2. Lebensdauer.

Über die Hungerfähigkeit der *Kaloterme*s-Larven liegen abweichende Angaben vor. Die hier gewonnenen Resultate ergaben bei 85% r.LF eine mittlere Lebensdauer von 10 Tagen, bei 95% r.LF eine solche von 17 Tagen. Dagegen gab BECKER (1942) für hungernde Larven der entsprechenden Größe eine mittlere Lebensdauer von 26—31 Tagen bei 28° C und 80% r.LF an, und GÖSSWALD (1942, 1955) fand bei 25° C und 80% r.LF eine Hungerfähigkeit von annähernd 5 Monaten, in ganz trockener Luft eine solche von fast noch 1 Monat. Da beide Autoren die Lebensdauer im Hinblick auf Materialprüfungen untersuchten, kann angenommen werden, daß es sich um Gruppenversuche handelte, welche die längere Lebensdauer zum Teil erklären. Die Angaben von GÖSS-

WALD müssen jedenfalls Maxima darstellen. Ferner muß auch auf die verschiedene Herkunft des Materials hingewiesen werden, denn sowohl BECKER als auch GÖSSWALD bezogen ihre Termiten aus der Umgebung von Neapel.

Die Vermutung, daß diese regionale Verschiedenheit mit gewissen physiologischen Eigenheiten der Termiten verknüpft sei, wird nun neuerdings durch Beobachtungen von BECKER (1955) bestärkt, welcher unter den aus Neapel stammenden Imagines einen auffallenden Anteil mit dunkel gefärbtem Prothorax fand und durch Kreuzungsversuche nachwies, daß die Halsschildfärbung durch monohybrid-intermediären Erbgang festgelegt wird. Die Verbreitung dieser *Kaloterme fuscicollis* scheint auf Italien (Neapel, Sizilien, Toskana) beschränkt zu sein. Von besonderem Interesse ist nun die vergleichende Bestimmung der Vorzugstemperaturen von *K. flavicollis* und *K. fuscicollis* durch HERTER. Danach weisen die dunkelschildigen Geschlechtstiere eine etwas niedrigere Vorzugstemperatur (40.4°C) auf als die gelbschildigen (41.2°C) (HERTER 1953). Es ist nun durchaus möglich, daß weitere ökologisch-physiologische Verhaltensunterschiede bestehen (vgl. auch LÜSCHER 1956 a).

Auch für *Reticulitermes* gab GÖSSWALD (1955) bei allen Feuchtigkeitsstufen längere Überlebenszeiten an: 2 Tage in ganz trockener Luft, 5 Tage in 80% r.LF.

3. Austrocknung und Hungerfähigkeit.

Die gebotenen Luftfeuchtigkeiten unterschieden sich durch ihre Austrocknungskraft und beeinflussten die Geschwindigkeit des Wasserverlustes der Versuchstiere (MELLANBY 1935). Die Verdunstung wird von physikalischen Gesetzen bestimmt. Dies ergibt sich auch aus der Beobachtung, daß bei den *Kaloterme*-Larven der postmortale Wasserverlust dieselbe Geschwindigkeit wie vor dem Tode aufweist. *Kaloterme* scheint somit keine aktiven Regulationsmechanismen zur Verhinderung der Wasserverdunstung zu besitzen. Erst kurz vor Erreichen des hygroskopischen Gleichgewichtes mit der Umgebung verlangsamt sich die Verdunstungsgeschwindigkeit, bedingt durch den verringerten Dampfdruckunterschied zwischen Insektenkörper und umgebender Atmosphäre.

Die verschiedenen Luftfeuchtigkeiten haben eine Abstufung der Überlebenszeiten bewirkt, woraus aber nicht geschlossen werden darf, daß die Termiten lediglich infolge der Austrocknung eingegangen sind; auch ihr Hungerzustand muß dabei berücksichtigt werden (vgl. Seite 109). Wir können uns vorstellen, daß das an der

Körperoberfläche verdunstende Wasser vom Körperinnern her ständig ersetzt wird. Dabei wird zuerst frei vorhandenes Wasser verbraucht und später solches auch dem lebenden Substrat entnommen. Da jedoch die Stoffwechselvorgänge in den Zellen auf einen bestimmten Wassergehalt angewiesen sind, müssen diese beim Wasserentzug zwangsläufig vermindert und dann ganz eingestellt werden. In trockener Luft ist dies sehr rasch der Fall, und die Termiten gehen dann innert kurzer Zeit ein. In hoher Luftfeuchtigkeit bietet der Wassergehalt der Gewebe den Tieren während längerer Zeit noch die Möglichkeit, ihre Reservesubstanzen weiter anzugreifen. Dies gibt eine Erklärung für die auch schon während der ersten 5 Tage stärkere Trockensubstanzabnahme der *Kaloterme*-Larven in feuchter Luft (Tab. 1), die im weiteren zum Hungertod führt, während der Wassergehalt nie ein tödliches Minimum erreicht. In den mittleren Feuchtigkeitsstufen bilden schließlich Austrocknung und Hunger gemeinsam die Todesursache.

Es sei hier auch auf die außerordentlich hohen Wasserverluste hingewiesen, welche in unsern Versuchen bis zum Todeseintritt ertragen wurden, im Gegensatz zu COOK & SCOTT (1932), die für Zootermopsis den tödlichen Wasserverlust mit 20-28% angeben.

Es ist bekannt, daß die Insekten während des Hungerns «Stoffwechselwasser» produzieren (MELLANBY 1932). Dieses entsteht durch Abbau (Verbrennung) von Reservestoffen: Fett, Glykogen, Protein, wobei theoretisch aus je 1 Gramm bei vollständigem Abbau 1.16 g, resp. 0.56 g und 0.6 g Wasser gebildet wird. Nach FRAENKEL & BLEWETT (1945) und LECLERCQ (1948) decken die Larven von *Tribolium*, *Dermestes*, *Ephestia* und *Tenebrio* in trockener Luft ihren Bedarf an Wasser dadurch, daß sie solches in ihrem Körperhaushalt erzeugen.

Im gleichen Sinne ist anzunehmen, daß die von den hungernden *Kaloterme*-Larven verbrauchte Trockensubstanz (Tab. 1) zusätzliches Stoffwechselwasser ergibt. Aus dem Verhältnis der Abnahme von Trockensubstanz und Fett würden sich theoretisch aus 1.5 g Trockensubstanz 1 g Wasser bilden. Auch COOK & SCOTT (1932) fanden bei Zootermopsis, daß die Oxydation der Kohlehydrate den größeren Anteil des Körperhaushaltes ausmacht (negative Wasserbilanz). Das entstandene Stoffwechselwasser wird ebenfalls verdunstet und ist somit im Gesamtgewichtsverlust enthalten. Diese Wassererzeugung zur Deckung des erhöhten Wasserbedarfes durch Umwandlung von Reservestoffen kann auch die verhältnismäßig starke Trockengewichtsabnahme der Larven in trockener Luft erklären. DUNMORE & COLLINS (1951) messen dem unterschiedlichen Fettgehalt der Arbeiter und Imagines bei Reti-

culitermes entscheidende Bedeutung für die verschiedene Trockenheitsresistenz zu.

Die holzbewohnenden Kalotermes und Zootermopsis geben ihren Kot meist in Form von mehr oder weniger trockenen, zylinderförmigen Ballen ab; der Kot der erdverbunden lebenden Termiten enthält dagegen reichlich Wasser und wird in mehr flüssiger Form abgeschieden. Hungertiere geben zwar wenig Kot ab, doch mußte dieser bei den Wägungen miteingerechnet werden, um Fehler bei den Gewichtsbestimmungen zu vermeiden. Die Versuchstiere wurden sehr schonend behandelt; sie gaben dann nur in seltenen Fällen und zu Beginn der Versuche noch Kot ab, der in dem hier angegebenen Anfangsgewicht der Termiten jeweils nicht mehr enthalten ist.

4. Kastenunterschiede.

Zwischen Soldaten und Larven, bzw. Arbeitern, ergaben sich gewisse Unterschiede in der Widerstandsfähigkeit gegenüber Austrocknung, für welche jedoch keine befriedigende Erklärung zu finden ist. Die Lebensdauer der Soldaten von Kalotermes, Zootermopsis und Reticulitermes ist im allgemeinen kürzer als jene der Larven, was auch BECKER (1942) an Kalotermes und STRICKLAND (1950) an Reticulitermes festgestellt haben. Dies könnte mit ihrer unselbständigen Ernährungsweise — die Soldaten werden von älteren Larven und Arbeitern mit vorgekauem Holzbrei gefüttert — zusammenhängen, welche möglicherweise für die Anlage von Reservestoffen ungünstiger ist. Andererseits sind aber die Soldaten von Nasutitermes widerstandsfähiger als die Arbeiter.

Da anscheinend bei den untersuchten Arten jene Kaste länger lebt, welche kleiner und leichter ist, kann die Verdunstungsgröße nicht allein von der Körperoberfläche bestimmt werden, denn danach sollten die kleineren Tiere rascher eingehen. Die Körpergröße mag auf Grund von physikalischen Überlegungen im allgemeinen wohl ein wichtiger Faktor für die Austrocknung sein; die gewichtsmäßig verfolgten Versuche an Kalotermes-Larven sprechen jedenfalls dafür (vgl. Seite 107): in 20% r.LF betrug der tägliche Gewichtsverlust der kleineren Larven 9.8%, der größeren nur 6.8% des Anfangsgewichtes. Bei Zootermopsis wurde aber das Umgekehrte festgestellt: die größeren Larven gaben rascher Wasser ab und gingen auch meist zuerst ein. Das gleiche gilt für die größeren Soldaten, deren täglicher Gewichtsverlust stets größer ist als bei den Larven in der gleichen Feuchtigkeitsstufe. Dazu ist zu erwähnen, daß die Soldaten eine stärker chitinierte Kopfkapsel besitzen, die fast die Hälfte ihres Körpers ausmacht (kleineres Verhält-

nis Wassergehalt/Trockensubstanz!). Untersucht man Kopf und Hinterleib von Kaloterme-Soldaten getrennt, so läßt sich feststellen, daß der Trockensubstanzgehalt beider etwa gleich, der Wassergehalt des letzteren aber viel höher ist. Die prozentual berechnete Wasserabgabe beider Teile zeigt nur ganz geringe Unterschiede. Dieser Versuch stimmt mit den Ergebnissen von STRICKLAND (1950) überein, welche auch darauf hinwies, daß die Cuticula der Termitenkasten für die verschiedene Widerstandsfähigkeit von untergeordneter Bedeutung ist. Dies zeigt, daß die Verdunstungsgeschwindigkeit von weiteren, physiologischen oder anatomischen Eigenschaften reguliert werden muß.

5. Gruppenwirkung.

Die Versuche mit den an das soziale Leben stark adaptierten Nasutitermes zeigen die Bedeutung, welche der Gruppierung als Schutz der Einzeltiere vor Umwelteinflüssen zukommen kann, so daß die Lebensdauer hungernder Tiere verlängert wird. Auch GRASSÉ & CHAUVIN (1944) stellten an Reticulitermes fest, daß die Mortalität proportional der größeren Anzahl (1, 2, 3, 5 und 10) Arbeiter pro Gruppe abnimmt. Sie deuteten diese Erscheinung als Gruppenwirkung (*effet de groupe*), denn bei den Termiten spielt das gegenseitige Ablecken, wobei sogar gewisse Stoffe aufgenommen werden könnten, sowie der stomodeale und proktodeale Nahrungsaustausch (*Trophallaxis*, soziale Verdauung) eine bedeutende Rolle. Zudem tritt diese Wirkung schon bei wenigen Tieren sehr deutlich auf und wird mit der Vergrößerung der Gruppe in geringerem Ausmaß weiter gesteigert.

Bei den hier durchgeführten Versuchen wurde oft beobachtet, daß die in Gruppen gehaltenen Nasutitermes-Arbeiter sich gegenseitig belecken und halbverdauten, flüssigen Kot übernehmen. Dies erklärt vielleicht, warum die Lebensdauer bei Arbeitern in Gruppen soviel stärker verlängert wurde als bei Soldaten, die ganz auf die Pflege durch Arbeiter angewiesen sind.

Es muß hier aber auch auf die Möglichkeit hingewiesen werden, daß die eng beisammenstehenden Termiten infolge Wasserabgabe die Luftfeuchtigkeit in den Tuben zu erhöhen vermochten, so daß diese trotz des ständigen Wasserentzuges durch die Bodenlösung in Wirklichkeit einer etwas höheren Luftfeuchtigkeit entsprach als im Sterilisierglas gemessen wurde. Eine solche Änderung der klimatischen Umweltbedingungen, die sich durch einfache Summierung der Wirkung der einzelnen Tiere ergibt, wäre im Sinne von GRASSÉ (1946) als Massenwirkung aufzufassen. Diese Luftfeuchtigkeitserhöhung ist sowohl bei Arbeitern als auch bei

Soldaten möglich und verlängert die Lebensdauer durch die herabgesetzte Verdunstungsgeschwindigkeit ebenfalls.

Die Ergebnisse der Gruppenversuche können so gedeutet werden, daß bei Soldaten und Arbeitern die Lebensdauer durch Luftfeuchtigkeitserhöhung in bestimmtem Ausmaß verlängert wurde (Massenwirkung) und bei den Arbeitern allein durch die gegenseitige Pflege eine weitere Steigerung stattfand (Gruppenwirkung). Beide Möglichkeiten können auch in der Natur dem individuellen und staatlichen Leben förderlich sein.

6. Artunterschiede.

Die vorliegenden Lebensdauerversuche ergeben — abgesehen von der Einwirkung der verschiedenen Feuchtigkeitsstufen — für die einzelnen Termitenarten deutliche Unterschiede im Ertragen der Austrocknung. So weisen einerseits *Nasutitermes* und *Reticulitermes* besonders kurze, *Kaloterme*s und *Zootermopsis* andererseits sehr viel längere Überlebenszeiten auf. Wie eng diese Unterschiede mit der Ökologie der Arten zusammenhängen, ergibt sich aus ihrer Einteilung nach der Nestanlage (Seite 101): Die beiden empfindlicheren Arten legen ihre Nester entweder direkt unterirdisch an oder stehen doch zumindest in steter Verbindung mit dem Erdboden; ihre Wasserversorgung ist somit weitgehend gesichert, besitzen sie doch die Möglichkeit, sich in Trockenzeiten tiefer in den Boden zurückzuziehen oder vom Grundwasserspiegel Wasser nach oben zu transportieren. Dagegen stehen die im toten Holz von Bäumen angelegten Nester der resistenteren *Kaloterme*s und *Zootermopsis* mit dem Erdboden meist nicht in Verbindung; der Feuchtigkeitsgehalt des Holzes ist von makroklimatischen Außenbedingungen abhängig, und in regenarmen Perioden wird daher die Wasserversorgung dieser Termiten eingeschränkt sein. Den Extremfall dieser Gruppe stellt die zu den *Kalotermitiden* gehörende Art *Cryptotermes brevis* dar, welche z. B. in Südafrika im scheinbar vollkommen trockenen Holz von Dachstöcken usw. zu leben vermag⁴. Für diese Termiten besteht die Möglichkeit, daß sie durch einfache Darmassage dem Holz alles Wasser entziehen oder durch Abbau des Holzes Stoffwechselwasser produzieren können. Dies schützt sie vor weitgehender Austrocknung oder kann zur Klimatisierung (Luftfeuchtigkeitserhöhung durch Verdunstung) ihrer Fraßgänge verwendet werden.

Das oftmals gemeinsame Vorkommen der beiden mediterranen

⁴ PENCE (1956) bestätigte neuerdings diese Trockenheitsresistenz bei *Kaloterme*s *minor*.

Arten *Kaloterme*s und *Reticuliterme*s im gleichen Wurzelstock deutet gerade bezüglich ihrer verschiedenen Feuchtigkeitsbedürfnisse auf die ökologische Bedeutung, welche der verschiedenen Nestanlage zukommt. So ist den weniger trockenheitsresistenten *Reticuliterme*s die Besiedelung desselben Biotops wie *Kaloterme*s wohl nur durch ihre mit der Erde in Verbindung stehende Nestbauweise möglich.

Die zwischen *Nasutiterme*s und *Reticuliterme*s bestehenden Unterschiede der Widerstandsfähigkeit lassen sich ebenfalls mit der geographischen und ökologischen Verbreitung beider Arten in Einklang bringen, denn während die etwas resistenteren *Reticuliterme*s in den mediterranen Küstengebieten angetroffen werden, ist *Nasutiterme*s hauptsächlich auf die feuchten Wälder der tropischen Zone beschränkt.

Zwischen *Zootermopsis* und *Kaloterme*s sollten auf Grund ihres Vorkommens in sehr feuchtem, bzw. in trockenerem Holz auch ziemliche Unterschiede im Ertragen der Austrocknung erwartet werden. Dies trifft jedoch nur für sehr trockene Luft zu, welche *Kaloterme*s fast doppelt so lange überleben kann; in den höheren Luftfeuchtigkeitsstufen weist *Zootermopsis* sogar wesentlich längere Überlebenszeiten auf. In Übereinstimmung mit den Feststellungen anderer Autoren kann hier angenommen werden, daß die ziemlich großen Larven von *Zootermopsis* infolge ihrer relativ kleineren Verdunstungsfläche bei der Austrocknung begünstigt werden und daher die Trockenheit länger ertragen, obwohl sie in der Natur nur in sehr feuchtem Holz leben.

Vielleicht bestehen auch Parallelen zwischen der Trockenheitsresistenz und der Anpassung der Termiten an das soziale Leben in dem Sinne, daß mit stärkerer Intensität der sozialen Beziehungen eine geringere Widerstandskraft der Einzeltiere gegenüber den Umweltsbedingungen einhergeht (vgl. BOURLIÈRE 1952 bei Affen). Anhaltspunkte für diese Möglichkeit sind durch die Gruppenversuche an *Nasutiterme*s gegeben, indem die Gruppierung durch Förderung von sozialen Faktoren die nachteiligen Einflüsse der Umwelt auf die Einzeltiere wenn auch nicht abhalten, doch wenigstens abschwächen, bzw. verzögern kann. Ein Vergleich der hier vorliegenden Resultate läßt aber vorerst nur gewisse Vermutungen in dieser Richtung zu, und die Beobachtungen sollten auf mehr Arten mit verschiedener Ökologie ausgedehnt werden.

IV. VERHALTEN DER TERMITEN GEGENÜBER LUFTFEUCHTIGKEIT.

A. Allgemeines.

Die Reaktionen gegenüber Luftfeuchtigkeit (Hygrotaxis, Hygropreferendum) wurden bei sehr vielen Wirbellosen, insbesondere bei Insekten untersucht, und schon die ersten experimentellen Arbeiten zeigten weitgehende Übereinstimmung mit den mikroklimatischen Bedingungen ihrer Lebensräume (vgl. FRAENKEL & GUNN, 1940). Mit Hilfe eines relativ kleinen Luftfeuchtigkeitsgradienten haben GUNN & KENNEDY (1936) den Verlauf und die Intensität der Reaktionen genauer analysiert und damit den Anstoß zu zahlreichen Untersuchungen gegeben⁵. Die meisten Autoren fanden bei den in feuchten Biotopen lebenden Insekten deutliche Reaktionen nach den höheren Luftfeuchtigkeiten, während Insekten aus trockenen Lebensräumen im Gradienten die feuchtere Luft meiden. Die Stärke der entsprechenden Reaktion hängt einerseits von den jeweils gebotenen Feuchtigkeitsdifferenzen ab, andererseits aber auch vom Bereich, in welchem diese Differenzen liegen. Da durch vorangehenden Hunger, bzw. Austrocknung, die Reaktionen von hygropositiven Insekten verstärkt, von hygronegativen sogar positiv werden können, spielt der physiologische Zustand der Versuchstiere ebenfalls eine Rolle.

Über die Luftfeuchtigkeitsreaktionen von Termiten liegen nur wenige Angaben vor. WILLIAMS (1946) stellte an amerikanischen Arten fest, daß «these reactions correspond well with the fact that the *Kaloterme*s species frequently live in a relatively dry atmosphere, the other species (*Zootermopsis*, *Reticulitermes*, *Paraneoterme*s und *Heteroterme*s) probably always in a moist atmosphere». GÖSSWALD (1942, 1955) berichtete über Versuche mit den mediterranen Termiten: «*Reticulitermes lucifugus* hat sich in Feuchtigkeitsorgeln sofort bei 100% r.LF eingefunden und diesen Bereich beibehalten. *Kaloterme flavicollis* hat wenigstens in den ersten Tagen kaum einen Unterschied zwischen den gebotenen Feuchtigkeitsstufen gemacht und erst bei längerer Versuchsdauer feuchtere Luft aufgesucht.»

Beide Autoren betonen, daß die Reaktionen mit der verschiedenen Lebensweise der Arten in Beziehung stehen. Die eminente Bedeutung des Wasserverlustes für die Lebensdauer der Termiten macht es wahrscheinlich, daß die Reaktionen gegenüber Luftfeuchtigkeit vom jeweiligen Wassergehalt der Tiere mitbestimmt werden. Auch soziale Faktoren, wie die Größe der Gruppen, können dabei eine Rolle spielen, was vor kurzem auch VERRON (1955) bei Bienen beobachtet hat.

B. Technik der Verhaltensversuche.

1. Feuchtigkeitsorgel.

Entsprechend der von HERTER (1953) benutzten Temperaturorgel kann eine Luftfeuchtigkeitsorgel konstruiert werden, worin die Insekten sich frei bewegen und die ihnen zuzugende Feuchtigkeitsstufe wählen können. Durch Aneinanderreihen verschiedenartig feuchtigkeitsregulierender Lösungen wird in ihrem Wirkungsbereich ein Diffusionsgradient in steigender oder fallender Folge erzielt. So beschrieben MARTINI & TEUBNER (1933) einen 3 Meter langen Kanal mit Feuchtigkeitsgefälle zur Prüfung des Hygropreferendums fliegender Mük-

⁵ Aus Platzgründen sei auf die zusammenfassenden Übersichten bei v. BUDENBROCK (1952), CHAUVIN (1956), DETHIER (1953, 1957), WIGGLESWORTH (1953, 1955) verwiesen.

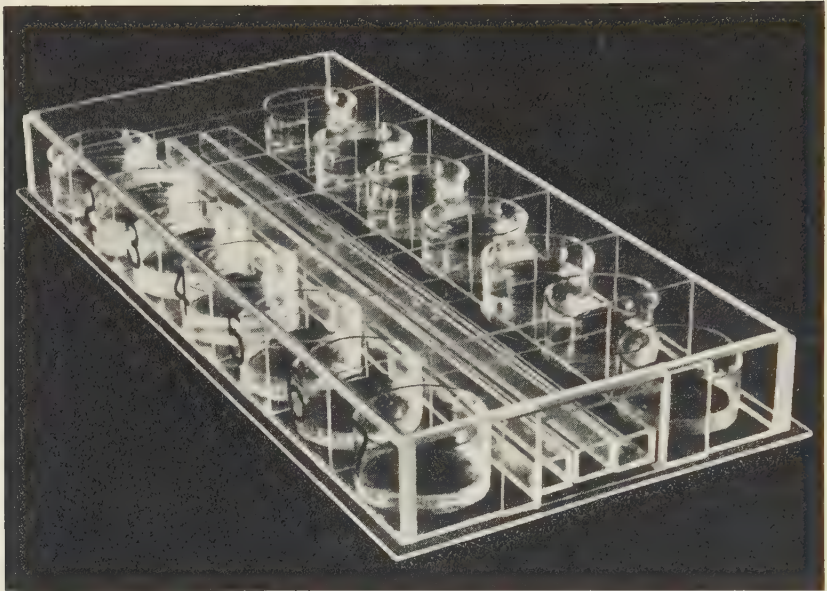


Abb. 7. Luftfeuchtigkeitsorgel aus Plexiglas. Durch Zwischenwände in die Abschnitte 1—7 geteilt, worin je zwei Glasschalen mit den feuchtigkeitsregulierenden Lösungen stehen. An der vorderen Schmalseite die mittels Objektträger verschließbare Öffnung zum Einschieben der durchgehenden Laufbahnen.

ken, GUNN & KENNEDY (1936) einen Ringgradienten für laufende Käfer. Kleine, meist lineare Feuchtigkeitsgradienten wurden verwendet von GÖSSWALD (1941 a), LECLERCQ (1947) und HEERDT (1950).

Die hier verwendete Feuchtigkeitsorgel, bei welcher die gestreckte Form der GÖSSWALD'schen Orgel mit der seitlichen Anordnung der Lösungen (GUNN & KENNEDY) kombiniert ist, wurde rein aus Plexiglas zusammengesetzt (Abb. 7). Ihre Ausmaße betragen $33\frac{1}{2} \times 14\frac{1}{2} \times 3\frac{1}{2}$ cm. Alle Teile sind luftdicht verleimt, der Deckel mit Paraffin abgedichtet, so daß er jederzeit, z. B. für eine Reinigung der Orgel, geöffnet werden kann. An der vorderen Schmalseite befindet sich eine 5 cm breite Öffnung, welche durch einen etwas größeren Objektträger mit Vaseline dicht verschlossen wird. Der Innenraum der Orgel wird durch Zwischenwände in 7 Kammern geteilt, in welchen je 2 Glasschälchen mit den Lösungen stehen. Die Zwischenwände besitzen in der Mitte einen Ausschnitt von $5 \times 2\frac{1}{2}$ cm, welcher das Durchschieben von 3 nebeneinanderliegenden Laufbahnen gestattet. Diese Laufbahnen, in welchen sich die Termiten während der Versuche aufhalten, sind Mattglasstreifen, 33 cm lang und 1 bis $1\frac{1}{2}$ cm breit, mit 1 cm hohen Seitenwänden. Um jegliche Kot- und Geruchspuren zu entfernen, wurden sie vor jedem Versuch mit Alkohol und Äther sorgfältig gereinigt. Die Ausschnitte in den Zwischenwänden sind auch groß genug, um sowohl Glasschälchen auswechseln als auch kleine Haarhygrometer durchschieben zu können, ohne den Deckel abheben zu müssen.

Die Luftfeuchtigkeitsgradienten wurden durch verschiedene Konzentrationen von Schwefelsäure erzielt, nachdem in Vergleichsversuchen mit Gradienten, welche durch Salzlösungen (vgl. Seite 103) reguliert wurden, nachgewiesen wurde, daß die Säure weder nachteilige Wirkungen auf die Versuchstiere aus-

übt noch deren Verhalten beeinflußt. Die Versuche wurden mit 2 Arten von Gradienten durchgeführt:

Typus I: Auf der linken Seite der Orgel (Abschnitte 1 und 2) standen Schalen mit konzentrierter Schwefelsäure; die Schalen der 3 mittleren Abschnitte (3—5) waren gefüllt mit einem Schwefelsäure-Wasser-Gemisch für 50% r.LF; in den Abschnitten 6 und 7 wurde mit reinem Wasser sehr hohe Luftfeuchtigkeit erzeugt. — In diesem Diffusionsgradienten stieg die Luftfeuchtigkeit vom linken, trockenen Orgelende gleichmäßig zum rechten, feuchten Ende an.

Typus II: Die Schalen der 3 mittleren Abschnitte (3—5) waren mit Wasser gefüllt; die vier übrigen Abschnitte an den beiden Enden enthielten Schalen mit konzentrierter Schwefelsäure. — Hier lag der feuchteste Punkt des Gradienten in der Mitte der Orgel, und die Luftfeuchtigkeit sank gegen beide Enden hin gleichmäßig ab.

Diese Gradienten wurden möglichst oft zwischen einzelnen Versuchen und über Nacht mit kleinen, runden Lambrecht-Haarhygrometern von 5 cm Durchmesser ausgemessen, die mit einem Draht von Orgelabschnitt zu Orgelabschnitt geschoben und von außen her abgelesen wurden. Da sich die Gradienten nur sehr langsam und wenig veränderten, konnten aus den gemessenen Luftfeuchtigkeiten Mittelwerte berechnet (Abb. 8, 11, 13, 15) und diese für die Auswertung benutzt werden.

2. Verlauf und Auswertung der Versuche.

Sämtliche Versuche mit den Feuchtigkeitsorgeln wurden in einem Zucht-raum des Tropeninstitutes bei 26° C und 85% r.LF durchgeführt. Ein allfälliger Einfluß der Raumbeleuchtung wurde ausgeschaltet, indem die Feuchtigkeitsorgeln quer zu diesen Lichtquellen aufgestellt und von Versuch zu Versuch um 180° gedreht wurden. Die Dunkelhaltung der Versuche erwies sich nicht als notwendig. Es war zu erwarten, daß das Verhalten der Termiten gegenüber Luftfeuchtigkeit vom jeweiligen Wassergehalt ihres Körpers mitbestimmt wird. Daher wurden zunächst im Interesse einer Vereinheitlichung der Ergebnisse die Versuchstiere nicht direkt dem Nest entnommen, sondern vor dem Ansetzen in ganz feuchtem Milieu gehalten (= Tiere «aus feucht») oder während einer gewissen Zeitspanne der Trockenheit ausgesetzt (= Tiere «aus trocken»). Wenn auch jede der beiden Methoden zu verschiedenem Resultat führte, so konnten damit doch gewisse Individualunterschiede ausgeschaltet werden.

In die Feuchtigkeitsorgeln wurden stets gleichzeitig drei Laufbahnen eingesetzt. Meistens war eine Laufbahn mit einer Gruppe von 10 Termiten «aus feucht», die beiden danebenliegenden Bahnen mit je einer Zehnergruppe «aus trocken» besetzt, oder umgekehrt. Die Versuche wurden tagsüber in regelmäßigen Zeitabständen kontrolliert, wobei jedesmal die Verteilung der Versuchstiere in den Orgelabschnitten 1—7 notiert wurde. Dadurch, daß die Versuche jeweils zu verschiedenen Tageszeiten angesetzt wurden, erhielt man, besonders bei mehrtägigen Beobachtungszeiten, einen lückenlosen Überblick. Die Kontrollversuche (ohne Luftfeuchtigkeitsgradient) fanden in einer isohygen Orgel ohne Lösungen oder außerhalb derselben unter einer Glasplatte statt. In beiden Fällen entsprachen Temperatur und Luftfeuchtigkeit denjenigen des Zucht-raumes.

Die fortlaufende Beobachtung der einzelnen Termiten und der gesamten Gruppen gibt uns nur ein qualitatives Bild des Verhaltens. Da aus einzelnen Versuchen weder über die Reaktion noch über ihren zeitlichen Ablauf Endgültiges ausgesagt werden kann, wurden die Versuche in möglichst große Serien, d. h. sämtliche Versuche eines während längerer Zeit konstanten Gradien-

ten, getrennt nach der Vorbehandlung «aus feucht» und «aus trocken», zusammengefaßt. Für die quantitativ-vergleichende Auswertung wurden die Gradienten jeweils in zwei gleich große Stufen geteilt, in eine Zone «Feucht» und in eine Zone «Trocken», jede 3 Bahnabschnitte umfassend. Der Übergangsabschnitt zwischen beiden wurde für die Berechnung weggelassen; eine Verfälschung der Resultate tritt dadurch keineswegs ein. Der prozentuale Anteil der Termiten in der Zone «Feucht» dient als Maß für die sog. Intensität der Reaktion, wobei Werte über 50% ein Übergewicht in der Zone «Feucht», Werte unter 50% eine größere Anzahl Termiten in der Zone «Trocken» bedeuten. In gleicher Weise wurde bei den Kontrollversuchen die isohygre Orgel in zwei Zonen eingeteilt. Entsprechend der Verschiedenheit der beiden Gradiententypen, entweder mit dem Feuchtigkeitsmaximum in der Mitte oder am rechten Orgelende, wurde die Intensität der Reaktion der Kontrollversuche als prozentualer Anteil der Zone «Mitte» oder der Zone «Rechts» ausgedrückt.

Diese Auswertung gestattet uns, die Stärke der Reaktion in den einzelnen Luftfeuchtigkeitsgradienten festzulegen und auch die Reaktionen verschiedener Termitenarten miteinander zu vergleichen.

C. Ergebnisse an *Nasutitermes*.

Bei *Nasutitermes* ergaben die Lebensdauerversuche eine sehr geringe Widerstandsfähigkeit gegenüber Austrocknung; daher waren in den Feuchtigkeitsgradienten rasche und deutliche Reaktionen zu erwarten. Die dem Nest entnommenen Arbeiter⁶ und Soldaten wurden in größeren Gruppen (100—500 Tiere) während 4—5 Tagen ohne Schädigung und ohne Verhaltensänderung auf feuchtem Filtrierpapier gehalten, von wo sie entweder direkt in die Laufbahnen («aus feucht») kamen oder vorher noch 1—2 Stunden trockener Luft («aus trocken») ausgesetzt wurden. Infolge ihrer raschen Reaktion wurde die Verteilung in den Laufbahnen in Abständen von 15 Minuten kontrolliert.

Die Luftfeuchtigkeitsmittelwerte der Gradienten 1 (Typus I) und 2 (Typus II)⁷ sind in Abb. 8 dargestellt. Im Gradienten 1 betrug die Differenz zwischen dem feuchtesten und dem trockensten Punkt 78%; für die Auswertung wurden die Abschnitte 1—3 als Zone «Trocken», die Abschnitte 5—7 als Zone «Feucht» zusammengefaßt. Im Gradienten 2 betrug die Differenz 40%, bzw. 44%; als Zone «Trocken» wurden je 1½ Abschnitte an den beiden Enden, als Zone «Feucht» die Abschnitte 3—5 in der Mitte zusammengefaßt. Die Auswertungszonen entsprachen folgenden Luftfeuchtigkeitsbereichen:

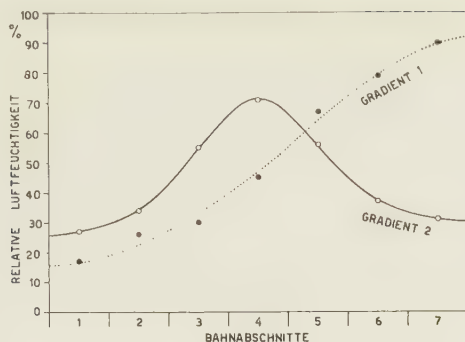
	«Trocken»	«Feucht»
Gradient 1	14—36% r.LF	58—92% r.LF
Gradient 2	26—37% r.LF	44—71% r.LF

⁶ Daß bei *Nasutitermes* mehrere Arbeiterstadien existieren, war zwar bekannt (NOIROT 1949), doch genügten die damaligen Angaben dieses Autors nicht zur Differenzierung. Daher wurden nach der Kopffärbung zwei Arbeiterformen unterschieden: Die Hellköpfigen mit verschiedenen breiten Köpfen und die Dunkelköpfigen mit ziemlich einheitlicher Kopfbreite. Auf Grund der inzwischen publizierten Einzelheiten (NOIROT 1955) scheinen die Hellköpfigen die kleinen Arbeiter I und II sowie die großen Arbeiter I zu umfassen, die Dunkelköpfigen die großen Arbeiter II und III.

⁷ Hier sei lediglich über diese beiden Gradienten berichtet, die sich durch besonders großes Zahlenmaterial auszeichnen; Versuche mit 8 weiteren Gradienten bestätigten das hier Dargelegte.

Abb. 8. Nasutitermes.

Verlauf der Luftfeuchtigkeits-
gradienten.



In den beiden Gradienten sowie in den Kontrollversuchen wurden insgesamt 5820 *Nasutitermes* (1860 Soldaten, 1640 Dunkelköpfige, 2320 Hellköpfige) untersucht, die sich wie folgt verteilen:

	«aus feucht»	«aus trocken»
<i>Kontrollversuche</i>		
Soldaten	780	330
Dunkelköpfige	530	240
Hellköpfige	650	270
<i>Gradient 1</i>		
Soldaten	210	170
Dunkelköpfige	270	270
Hellköpfige	350	420
<i>Gradient 2</i>		
Soldaten	200	170
Dunkelköpfige	160	170
Hellköpfige	280	350

1. Kontrollversuche.

Verhalten: Eine einzeln in die Bahn gesetzte *Nasutitermes* — Soldat oder Arbeiter — rennt sofort erregt davon, wendet sich jedesmal beim Erreichen eines Endes rasch um und läuft wieder weiter. Diese erste Erregung kann verringert werden, wenn sie vorübergehend unter einer umgestülpten Glastube am Ort festgehalten wird. Nach der Befreiung enteilt die Termiten nicht so plötzlich, sondern pendelt zunächst mit den Antennen suchend in allen Richtungen und läuft dann unter fortwährendem Kreisel der Antennen ruhiger und gleichmäßiger davon. Trifft sie auf eine Seitenwand der Laufbahn, so hält sie einen Moment inne und geht dann dieser Wand entlang. Die ständig bewegten Antennen betasten den Boden und die Wand und sorgen vor allem dafür, daß der Kontakt mit der Wand nicht verlorengeht. So ist der Lauf der Termiten von

weniger Wendungen und Zwischenhalten unterbrochen. Geht der Kontakt doch einmal verloren, so verstärken sich sofort die Suchbewegungen der Antennen und des Kopfes. Die Termiten läuft unruhiger und in Bogen weiter, bis wieder eine Wand berührt wird. Auch an den Bahnenden hält sie kurz inne, läuft aber bald wieder in die Bahn zurück und ist so ununterbrochen von einem Ende zum andern unterwegs, ohne sich zu beruhigen oder endgültig an einem Ort zu bleiben.

Dieses Verhalten wird nur bei sauberen Laufbahnen beobachtet. In ungenügend gereinigten Bahnen, deren Boden noch Geruchsspuren oder Kotflecken aus früheren Versuchen aufweist, sammeln sich die Termiten an diesen Stellen. Auch durch künstliche Marken aus Termitenbrei lassen sich die Versuchstiere an bestimmte Stellen — besonders leicht am Bahnende — locken und festhalten. Eine Geruchsspur bildet sich auch durch häufiges Passieren einzelner Stellen, die dann als eine Art «Wechsel» besonders gerne und ungehemmt benützt wird (vgl. GOETSCH 1953, Seite 366).

In sauberen Laufbahnen sind die einzelnen Nasutitermes vor allem thigmotaktisch orientiert, d. h. die Tiere suchen stets die Berührung mit einer Wand aufrechtzuerhalten. Daß es trotzdem an den Bahnenden nicht zur Einstellung des ruhelosen Laufes kommt, deutet auf weitere, wie wir sehen werden, soziale Umweltbedingungen hin, die zum Abklingen der inneren Erregung notwendig sind.

Beim Einsetzen von Zehnergruppen wurden die Termiten stets gleichmäßig über die ganze Länge der Bahn verteilt. Auch hier kann durch vorübergehendes Festhalten jedes einzelnen Tieres unter Glastuben die erste Erregung vermindert werden. Wie die Einzeltiere, so suchen auch die Gruppentiere den Kontakt mit der einmal gefundenen Wand möglichst aufrechtzuerhalten, wodurch sich die Chancen zu Begegnungen mit den anderen Versuchstieren wesentlich erhöhen. Begegnen sich nun zwei Tiere, so tasten sie sich mit den Antennen gegenseitig ab, belecken sich manchmal an Beinen und Körper, und in einigen Fällen findet auch eine stomodale Nahrungsübergabe statt. Anfänglich trennen sich die meisten Tiere sehr bald wieder; durch wiederholte Begegnungen beruhigen sich die Termiten und bleiben länger beisammen. Dies ist vor allem an den Bahnenden der Fall, wo sie so nahe beieinander sind, daß sie sich mit den Antennen berühren können. Wie erwähnt, kann sich dadurch ein Geruchsfleck herausbilden. Wir erkennen hierbei, daß die Termiten in den Laufbahnen — zwar bedingt durch individuelles Verhalten — meistens als ganze Gruppe reagieren. Nur noch einzelne Tiere lösen sich von Zeit zu Zeit von dieser Gruppe, entfernen sich wie zur Erkundung bis auf wenige

Zentimeter oder bis ans andere Bahnende und kehren dann wieder zurück.

Das Verhalten dieser gruppierten Termiten unterscheidet sich also wesentlich von jenem isolierter Tiere. Wohl ist beim Einzeltier die thigmotaktische Reaktion nach der Wand und nach dem Ende der Laufbahn angedeutet, eine endgültige Beruhigung und Gruppierung tritt aber erst ein, wenn durch Antennenkontakt weitere Nestgenossen wahrgenommen werden. Diese Gruppierung der Termiten erfolgt hauptsächlich an den Bahnenden, weil dort sowohl die thigmotaktischen als auch die sozialen Bedürfnisse ihr Optimum finden.

Verteilung: Nach 15 Minuten sind die Termiten noch in allen Bahnabschnitten anzutreffen, doch macht sich die Anhäufung an den Enden schon bemerkbar und wird bei den späteren Beobachtungen immer deutlicher. Die in Abb. 9 a dargestellte prozentuale Verteilung nach 1 Stunde zeigt das starke Übergewicht der Termiten in den Endabschnitten 1 und 7⁸, während die übrigen Abschnitte meist weniger als 5% der Tiere enthalten. Diese Verteilung der *Nasutitermes* in den isohygren Laufbahnen ist für alle Kasten typisch.

Die prozentuale Verteilung ergibt ferner, daß die Vorbehandlung bei den Kontrollversuchen in der isohygren Kammer für die Verteilung in den einzelnen Abschnitten fast ohne Bedeutung ist, denn die Unterschiede zwischen den Tieren «aus feucht» und «aus trocken» sind in allen Fällen zahlenmäßig sehr gering (höchstens 10%). In den Kontrollversuchen kann deshalb die Vorbehandlung vernachlässigt werden (siehe Abb. 9 b und 9 c), was den Vergleich mit den Ergebnissen der eigentlichen Feuchtigkeitsversuche erleichtert⁹.

Reaktionsintensität: Entsprechend der Auswertung der beiden Gradienten: 1 mit der höchsten Luftfeuchtigkeit am Orgelende und 2 mit dem Feuchtigkeitsmaximum in der Mitte, wird die Reaktionsintensität auf zwei Arten berechnet (vgl. Seite 122):

Für den Vergleich mit Gradient 1 wird die isohygre Orgel in die Zonen «Rechts» (Abschnitte 1—3) und «Links» (Abschnitt 5—7) unterteilt. Als Intensität der Reaktion ist in Abb. 10 oben der prozentuale Anteil der Termiten in der Zone «Rechts» eingetragen.

⁸ Die einzelnen Termitengruppen sammeln sich meist gesamthaft einmal an diesem, einmal an jenem Bahnende an (vgl. Seite 124); bei genügend großer Versuchszahl weisen aber die beiden Enden — da diese Verteilung durch den Zufall bedingt ist — etwa die gleiche Anzahl Termiten auf.

⁹ Für die Feuchtigkeitsreaktionen ist die Herkunft «aus trocken» und «aus feucht» jedoch von gewisser Bedeutung (vgl. Diskussion Seite 149).

Diese Werte schwanken zwischen 47.3—51.6%. Die Auswertung bestätigt, daß die Nasutitermesgruppen sich auf beiden Seiten etwa gleichmäßig verteilen, wenn in der Orgel kein Luftfeuchtigkeitsgradient vorhanden ist. Zwischen den drei untersuchten Formen bestehen keine wesentlichen Unterschiede.

Für den Vergleich mit Gradient 2 wird die Reaktionsintensität der Kontrollversuche durch die prozentualen Anteile in der Zone «Mitte» (Abschnitte 3—5) ausgedrückt, deren Werte in Abb. 10 unten eingezeichnet sind. Die Ansammlung der Termiten an den Orgelenden (Abb. 9 a) tritt durch die Zusammenfassung der äußeren und inneren Abschnitte noch deutlicher hervor. Die geringen Werte der Reaktionsintensität nach der «Mitte» schwanken zwischen 6—25%. Die drei Nasutitermes-Formen verhalten sich in den Kontrollversuchen ziemlich gleichartig sowohl hinsichtlich ihrer Ansammlung an den Bahnenden als auch in den prozentualen Werten der Reaktionsintensität. Dieses Ergebnis bestätigt die thigmotaktische Verhaltensweise und die soziale Gruppierung: im Laufe der ersten Stunde sammeln sich die Nasutitermes an den Bahnenden; nachher verändert sich die Verteilung nur noch geringfügig.

2. Versuche in Gradient 1.

Verhalten: Das Verhalten der Einzel- und Gruppentermiten im Gradienten 1 entspricht durchaus jenem in den Kontrollversuchen (vgl. S. 123 ff.). Hier sind vor allem jene Versuche hervorzuheben, in denen sich die Termiten durch die Thigmotaxis zuerst am trockenen Bahnende gruppieren und nachher zum feuchten Ende hinüberwechseln. Dabei gehen von der Gruppe — wie schon bei den Kontrollversuchen bemerkt (Seite 124) — meist Einzeltiere weg, die zum Teil bis an das feuchte Bahnende gelangen und oft von dort wieder zurückkehren. Später wandern weitere Tiere einzeln oder in Gruppen nach dem feuchten Ende hinüber und bleiben dort beisammen. Auf diese Weise kann sich die ganze Gruppe sogar innert einer Viertelstunde vom trockenen zum feuchten Ende verlagern. Es drängt sich die Frage auf, ob diese «Kundschafter» den andern Termiten bei ihrer Rückkehr irgendwelche «Nachrichten über einen günstigeren Ort» geben. Wenn keine Kundschafter weggehen, wird keine Ortsveränderung der Gruppe ausgelöst.

Verteilung: Alle untersuchten Kasten scharen sich während der Beobachtungszeit immer stärker im Endabschnitt 7 zusammen, während in den andern, vor allem im Abschnitt 1, immer weniger Termiten zu finden sind. In Abb. 9 b ist die prozentuale Verteilung

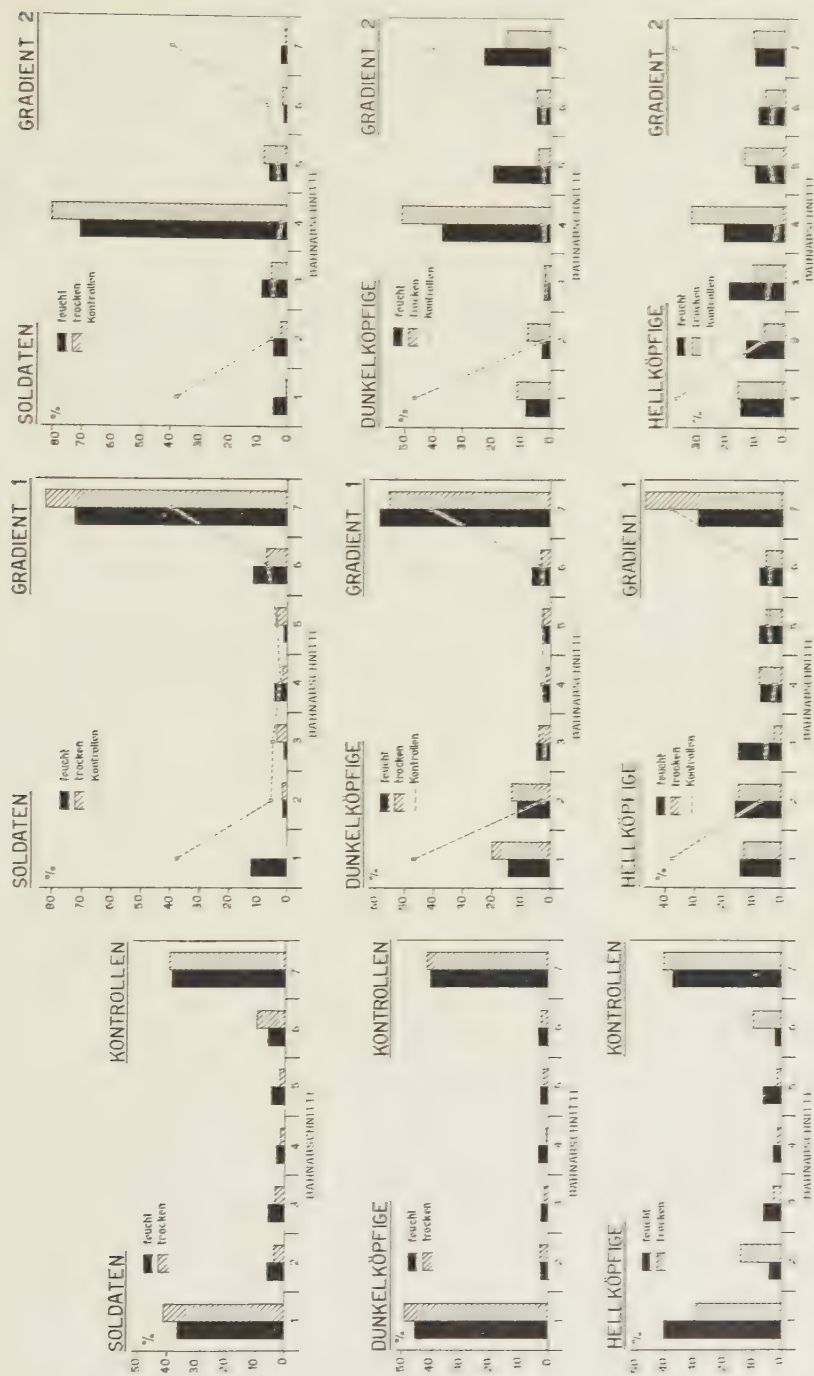


Abb. 9a. c. Nasulidernes. Prozentuale Feuchtigkeit der Soldaten, dunkel und hellköpfigen Arbeiter verschiedener Vorbehandlung in den 7 Bahndurchschnitten nach 1 Stunde beim Gradienten 1 (Abb. 9b) und beim Gradienten 2 (Abb. 9c) sind die Kontrollversuche (Abb. 9a) für beide Vorbehandlungen gemeinsam eingezeichnet

der Nasutitermes im Gradienten 1 nach 1 Stunde gemeinsam mit den Mittelwerten der Kontrollversuche aufgetragen. Bei den Soldaten und bei den Dunkelköpfen sind die Anteile im feuchtesten Endabschnitt 7 bedeutend größer als in den Kontrollversuchen, und die Vorbehandlung übt keinen Einfluß auf die Verteilung aus. Die Hellköpfen sammeln sich dort zwar nicht viel stärker an (die Tiere «aus trocken» stärker als jene «aus feucht»), haben sich aber gegen die feuchte Seite hin verschoben.

Reaktionsintensität: Die prozentualen Anteile der Nasutitermes in der Zone «Feucht» (Abschnitte 5—7 des Gradienten 1) sind als Intensität der Reaktion in Abb. 10 oben gleichzeitig mit den entsprechenden Kurven der Kontrollversuche dargestellt. Daraus geht hervor, daß sich in der Zone «Feucht» (58—92% r.LF) stets mehr Nasutitermes ansammeln als in der Zone «Trocken» (14—36% r.LF). Diese Reaktion ist bei den Soldaten deutlicher als bei den Dunkelköpfen. Bei den Hellköpfen sammeln sich nur die Tiere «aus trocken» mehrheitlich in der Zone «Feucht».

Die Vorbehandlung der Nasutitermes während 1—2 Stunden in sehr trockener Luft äußert sich nur bei den Hellköpfen; für die Soldaten und die Dunkelköpfen ist sie von geringer Bedeutung.

Der Vergleich mit den Kontrollversuchen bestätigt, daß die dort nachgewiesene Thigmotaxis nach den Bahnenden durch den Gradienten 1 teilweise in dem Sinne beeinflußt wird, daß sich die Termiten stärker am feuchteren Ende des Gradienten ansammeln.

3. Versuche in Gradient 2.

Verhalten: Im Gradienten 2 verhalten sich die Nasutitermes ganz ähnlich wie oben beschrieben. Die Gruppenbildung in der feuchten Orgelmitte vollzieht sich allmählich, indem zuerst einzelne Tiere dort beisammen bleiben und die übrigen noch in der Bahn verteilten Termiten sich später hinzugesellen. Gruppierungen am trockenen Bahnende erfolgen nur selten; diese werden dann meist durch «Kundschafter» nach der feuchten Mitte verlagert. Die einzelnen Termiten halten sich am trockenen Bahnende kaum längere Zeit auf. Bei Tieren, die aus der feuchten in die trockene Zone laufen, kann mitunter beobachtet werden, daß sie anhalten, sich umdrehen und wieder zurückgehen. Diese Richtungsänderung tritt beim Übergang von der feuchten in die trockene Zone häufiger auf als umgekehrt; da sie aber keineswegs die Regel ist, kann sie nicht als eigentliche Abschreckreaktion gedeutet werden.

Verteilung: In Abb. 9 c ist die Verteilung der verschiedenen Formen nach einstündiger Beobachtung zusammen mit den Kontroll-

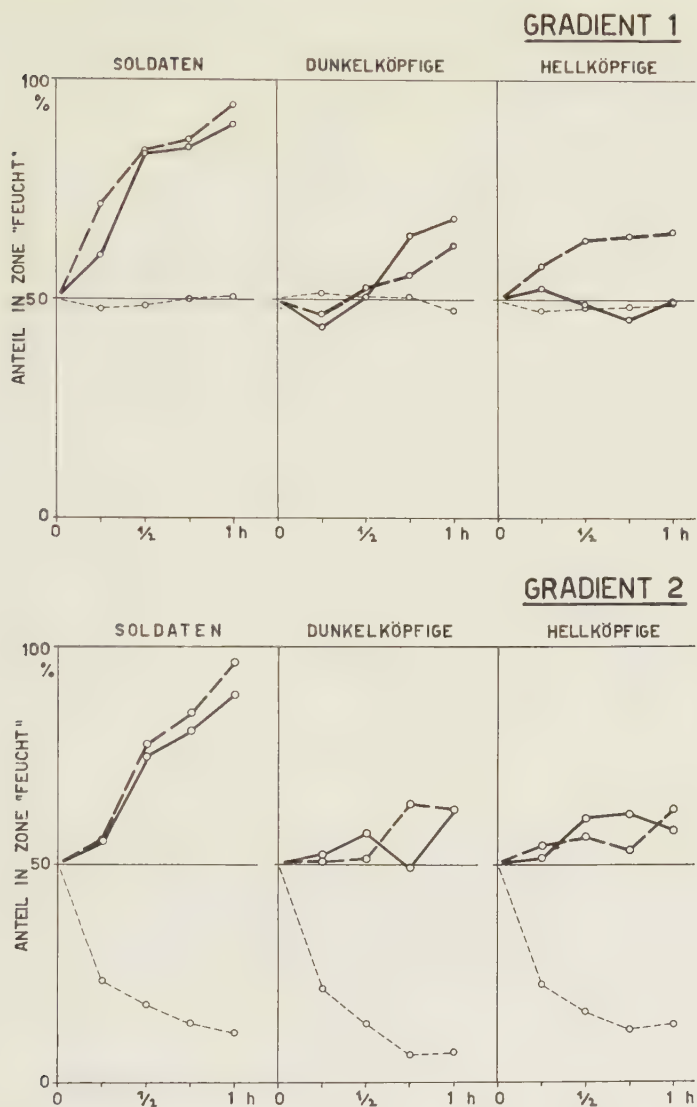


Abb. 10. *Nasutitermes*. Intensität der Reaktion von Soldaten, dunkel- und hellköpfigen Arbeitern in den Luftfeuchtigkeitsgradienten 1 und 2. Vorbehandlung: — — — «aus feucht»; — — — «aus trocken». Kontrollversuche: — — —.

versuchen dargestellt. Bei allen drei Formen weicht die Verteilung im Gradienten 2 deutlich von jener der Kontrollversuche ab, indem die Termiten durch die höhere Feuchtigkeit in der Orgelmitte von den Bahnenden abwandern und sich im Mittelabschnitt an-

sammeln; diese Reaktion ist bei den Soldaten besonders ausgeprägt, während bei den Hellköpfigen alle Abschnitte ähnlich große Anteile aufweisen.

Reaktionsintensität: Die prozentualen Anteile der Nasutitermes in der Zone «Feucht» (Abschnitte 3—5) sind als Intensität der Reaktion in Abb. 10 unten zu ersehen. Daraus geht hervor, daß sich die Nasutitermes rasch und deutlich in der mittleren Zone «Feucht» (44—71% r.LF) ansammeln, wogegen sich an den Orgelenden in der Zone «Trocken» (26—37% r.LF) stets weniger Termiten aufhalten. Die Reaktionsintensität ist bei den Soldaten — wie im Gradienten 1 — viel stärker (90—95%) als bei den Dunkel- und Hellköpfigen (60—65%). Die Vorbehandlung in trockener Luft ist auch für die Feuchtigkeitsreaktion im Gradienten 2 von geringer Bedeutung.

Vergleicht man die Kurven der Luftfeuchtigkeitsversuche mit jenen der Kontrollversuche, wo die Termiten die Enden der Laufbahnen aufsuchen, so gewinnt die Ansammlung in der Mitte des Gradienten 2 ganz besonderes Gewicht: die Nasutitermes überwinden ihre Thigmotaxis, indem sie durch ihr Feuchtigkeitsbedürfnis zur Abwanderung in die feuchte Orgelmitte veranlaßt werden.

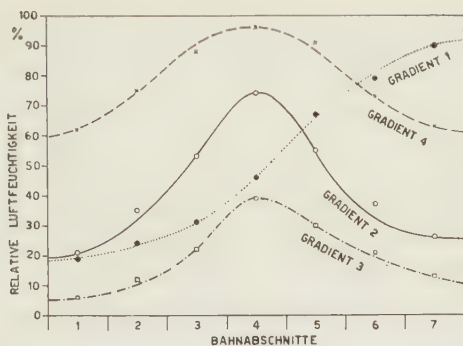
D. Ergebnisse an *Kaloterme*s.

Die Versuche mit *Kaloterme*s wurden ebenfalls in den zwei Gradiententypen I und II durchgeführt (Abb. 11): Gradient 1 mit der höchsten Feuchtigkeit am rechten Orgelende, Gradient 2 mit dem Feuchtigkeitsmaximum in der Mitte der Orgel. Zwei weitere Gradienten entsprachen im Aufbau dem Gradienten 2, wiesen jedoch ein geringeres Gefälle auf: Gradient 3 im trockenen und Gradient 4 im feuchten Bereich der Luftfeuchtigkeitskala. Diese Gradienten wurden wie bei *Nasutiterme*s (Seite 122) in die Zonen «Feucht» und «Trocken» eingeteilt, die folgende Luftfeuchtigkeitsbereiche umfaßten:

	«Trocken»	«Feucht»
Gradient 1	17—39% r.LF	56—92% r.LF
Gradient 2	20—37% r.LF	44—74% r.LF
Gradient 3	5—21% r.LF	18—39% r.LF
Gradient 4	60—75% r.LF	82—96% r.LF

Untersucht wurden nur große Larven (Stadien 6—10 nach LÜSCHER 1952), die bei *Kaloterme*s als Pseudergate (GRASSÉ & NOIROT 1947) die Funktionen von Arbeitern ausüben. Aus gutgehenden Zuchtnestern entnommen, wurden sie vor den Versuchen entweder auf nassem Filtrierpapier («aus feucht») oder während 24 Std. in trockener Luft («aus trocken») gehalten. Durch die Austrocknung wurde ein Gewichtsverlust von 15—20% des Anfangsgewichtes erzielt.

Abb. 11. *Kaloterme*.
Verlauf der Luftfeuchtigkeits-
gradienten.



Insgesamt wurden 1830 Larven untersucht, die sich wie folgt auf die Kontrollversuche und auf die vier Gradienten verteilen:

	«aus feucht»	«aus trocken»
Kontrollversuche	190	80
Gradient 1	310	200
Gradient 2	310	200
Gradient 3	150	120
Gradient 4	150	120

Es zeigte sich bald, daß die Larven von *Kaloterme* in den Feuchtigkeitsgradienten sehr langsam reagieren. Die Positionen in den Laufbahnen wurden daher bis zu 72 Stunden beobachtet und anfänglich nach jeder vollen Stunde, später alle 2 Stunden notiert. Die Ergebnisse wurden für die Auswertung zu 12-stündigen Perioden zusammengefaßt.

1. Kontrollversuche.

Verhalten: Die Larven von *Kaloterme* verhalten sich thigmotaktisch ganz ähnlich wie *Nasutiterme* (S. 123 ff.): sie laufen vor allem den Wänden der Laufbahn entlang, und wenn diese Berührung verlorengeht, so vermehren sich sofort die Antennen- und Kopfbewegungen, bis der Kontakt wieder hergestellt ist. Mit einzelnen Larven werden — wie bei *Nasutiterme* — keine brauchbaren Resultate erzielt. Zwar sind sowohl während der ersten Beobachtungszeit als auch später immer einzelne Larven allein in der Laufbahn zu sehen, diese kehren aber nach einiger Zeit wieder zur Gruppe zurück. Der häufige Kontakt mit den Nestgenossen bewirkt ein deutliches Abflauen der Erregung. Dagegen ist das Sozialverhalten der *Kaloterme*-Larven weniger ausgeprägt als bei *Nasutiterme*, denn oft führen die ersten Begegnungen nicht zur Gruppierung, sondern die Larven verlassen sich nach kurzem Abtasten wieder. Später finden sich die Larven durch ihre Thigmotaxis an den Bahnenden als geschlossene Gruppen zusammen, doch

benötigt diese Gruppierung, die bei *Nasutitermes* innert einer halben Stunde vollzogen sein kann, bei *Kaloterme*s mehrere Stunden.

Verteilung: Die Vorbehandlung der Larven «aus feucht» und «aus trocken» spielt bei den Kontrollversuchen keine Rolle (vgl. Fußnote ⁹). Die Verteilung gleicht jener von *Nasutitermes* (Abb. 9 a). Die Endabschnitte 1 und 7 weisen von Anfang an am meisten Larven auf: in der ersten Zeitspanne (1—12 Std.) entfallen etwa 74% der Versuchstiere auf diese beiden Abschnitte, die restlichen verteilen sich ziemlich gleichmäßig auf die mittleren Abschnitte. Später sammeln sich die Larven immer mehr in den Endabschnitten (61—72 Std.: 92% ⁰), und die Anteile in der Mitte verringern sich entsprechend.

Reaktionsintensität: Die Berechnung erfolgt entsprechend den beiden Gradiententypen auf zwei Arten (vgl. Seite 122).

Für den Vergleich mit Gradient 1 ist die Reaktionsintensität der Kontrollversuche als prozentualer Anteil der Termiten in der Zone «Rechts» (Abschnitte 5—7) in Abb. 12 (oben) eingetragen. Die theoretische Erwartung von 50% wurde während der ersten zwei Tage weitgehend bestätigt; die größere Abweichung am 3. Tag ergab sich durch die geringere Versuchszahl, da ein Teil der Versuche früher abgebrochen wurde. Die Auswertung zeigt, daß die *Kaloterme*s in der isohygren Orgel beide Seiten etwa in gleicher Anzahl aufsuchen.

Für den Vergleich mit den Gradienten 2, 3 und 4 wird die Reaktionsintensität nach der Zone «Mitte» (Abschnitte 3—5) berechnet (Abb. 12 unten). Sie weist von Anfang an geringe Werte auf: infolge ihrer Thigmotaxis und ihres Sozialtriebes konzentrieren sich immer mehr Larven an den beiden Orgelenden. Die *Kaloterme*s verhalten sich in der isohygren Orgel im wesentlichen wie die *Nasutitermes* (Seite 126), doch sind erst am 2. Tag mehr als 90% ⁰ der Larven an den Enden versammelt.

2. Versuche in Gradient 1.

Verhalten und Verteilung: Auf Grund ihrer Thigmotaxis sammelte sich die Mehrheit jeder Versuchsgruppe nach 4—8 Std. an einem Bahnende, viele vorerst auch am trockenen; die meisten dieser Gruppen verließen aber — veranlaßt durch Kundschafter — im Laufe des 2. und 3. Tages dieses Ende und wechselten einzeln oder zu mehreren allmählich auf die feuchte Seite hinüber.

Die beiden Endabschnitte wiesen während der ganzen Versuchsdauer am meisten Positionen auf. Der langsam sich verstärkenden

Konzentration im feuchten Abschnitt 7 ging eine Abnahme in den übrigen, trockeneren Abschnitten parallel. Im Endabschnitt 7 sind schließlich je etwa 65% der Larven «aus feucht» und «aus trocken» zu verzeichnen.

Reaktionsintensität: Sie ist als prozentualer Anteil in der Zone «Feucht» (Abschnitt 5—7) in Abb. 12 (Gradient 1) dargestellt, woraus sich ergibt, daß die Larven von *Kalotermea* nur sehr langsam auf den Gradienten 1 reagieren. Bei den Larven «aus feucht» kann während der beiden ersten Tage noch keine Reaktion nachgewiesen werden; erst am 3. Tag sammeln sich deutlich mehr Termiten (73%) auf der feuchten Seite. Die Larven «aus trocken» reagieren im Laufe des 2. Tages auf den Gradienten; am 3. Tag sind fast 80% auf der feuchten Seite. Die 24stündige Vorbehandlung der Larven in trockener Luft bewirkt, daß die Intensität der Larven «aus trocken» stets etwas größer ist: ihre Kurve läuft derjenigen der Larven «aus feucht» gerade um 24 Stunden voraus.

3. Versuche in Gradient 2.

Verhalten und Verteilung: Die Larven wurden wie in den Kontrollversuchen thigmotaktisch zunächst an den beiden (trockenen) Orgelenden zusammengeführt. Diese Gruppierung, die meist 6—8 Tiere umfaßte, während die übrigen verteilt blieben, erreichte nach 15—20 Stunden ihren Höhepunkt. Am ersten Tag wiesen daher die beiden Endabschnitte weitaus am meisten Termiten auf, nahmen aber dann stetig ab. Bei diesem Standortwechsel von «Trocken» nach «Feucht» bewegte sich nie die ganze Gruppe geschlossen, sondern die Larven verließen einzeln oder in kleineren Gruppen ihren bisherigen Platz, nachdem schon vorher Kundschafter vorübergehend weggegangen waren. Die Anteile im feuchtesten Mittelabschnitt stiegen demzufolge an: bei den Larven «aus feucht» von 9% am 1. Tag auf 65% in der letzten Periode, resp. von 10% auf 70% bei den Larven «aus trocken».

Reaktionsintensität: In Abb. 12 (Gradient 2) ist aus dem Kurvenverlauf zu ersehen, daß sich während der ersten zwei Tage stets mehr *Kalotermea*-Larven an den Orgelenden in der Zone «Trocken» (20—37% r.LF) aufhalten. Daher liegen die Kurven der Reaktionsintensität im Gradienten 2 zunächst ganz in der Nähe derjenigen der Kontrollversuche. In der Folgezeit nimmt die Intensität der Reaktion nach der Zone «Feucht» (44—74% r.LF) allmählich zu. Bei den Larven «aus feucht» tritt die Reaktion erst am 3. Tag auf (Anstieg auf 70%); bei den Larven «aus trocken» sinkt die Intensität zuerst ebenfalls auf einen Tiefstwert nach 13—24 Std. und

erreicht am 3. Tag fast 80%. Die Anteile der Larven «aus trocken» sind zu gleichen Zeiten stets größer, d. h. diese reagieren rascher und deutlicher als die Larven «aus feucht»: die 24stündige Vorbehandlung vermag die Reaktion um einen Tag zu beschleunigen.

4. Versuche in Gradient 3.

Verhalten und Verteilung: Im Gradienten 3 gruppierten sich die Kalotermes-Larven durch ihre Thigmotaxis wiederum zunächst an den trockeneren Bahnenden. Diese Gruppen umfaßten nach 12 Stunden je etwa 7—8 Tiere, die übrigen verteilten sich auf die mittleren Abschnitte. So sammelten sich die Larven «aus feucht» während der ersten 12 Stunden zu je einem Drittel in den beiden Endabschnitten und wechselten später nur sehr langsam in den feuchten Mittelabschnitt 4 hinüber, der am 3. Tag fast 40% der Larven enthielt. Bei den Larven «aus trocken» wurden im Mittelabschnitt 4 schon am Ende des 1. Tages fast ebenso viele Positionen vermerkt wie in den Endabschnitten, und sein Anteil stieg am 3. Tag auf 60%.

Reaktionsintensität: Durch die thigmotaktische Ansammlung an den Bahnenden verlaufen die Kurven der Reaktionsintensität (Abb. 12, Gradient 3) zuerst im Sinne der Kontrollversuche, weichen aber später deutlich davon ab. Die Reaktion der Kalotermes-Larven auf die geringen und im trockenen Bereich liegenden Feuchtigkeitsdifferenzen des Gradienten 3 ist schon vom Ende des 1. Tages an zu bemerken. Bei den Larven «aus feucht» erreicht die anfangs geringe, später etwas ansteigende Reaktionsintensität aber auch nach 3 Tagen die 50%-Grenze nicht ganz. Die Vorbehandlung der Larven «aus trocken» vermag die Reaktion deutlich zu verstärken: am 1. Tag hält sich zwar noch die Mehrheit der Larven in der Zone «Trocken» auf, ihr Feuchtigkeitsbedürfnis bewirkt aber am 2. und 3. Tag ein Übergewicht in der Zone «Feucht».

5. Versuche in Gradient 4.

Verhalten und Verteilung: Das Verhalten der Kalotermes-Larven im Gradienten 4 entsprach durchaus jenem der Larven im Gradienten 3. Die Termiten gruppierten sich infolge der Thigmotaxis zuerst in den trockenen Endabschnitten. Die Larven «aus feucht» sammelten sich dort anfänglich fast geschlossen; von den übrigen Abschnitten wies der feuchteste Abschnitt 4 immer am meisten Positionen auf, erreichte aber erst am 3. Versuchstag etwa gleichviel (17%) wie die Endabschnitte. Bei den Larven «aus trocken» war

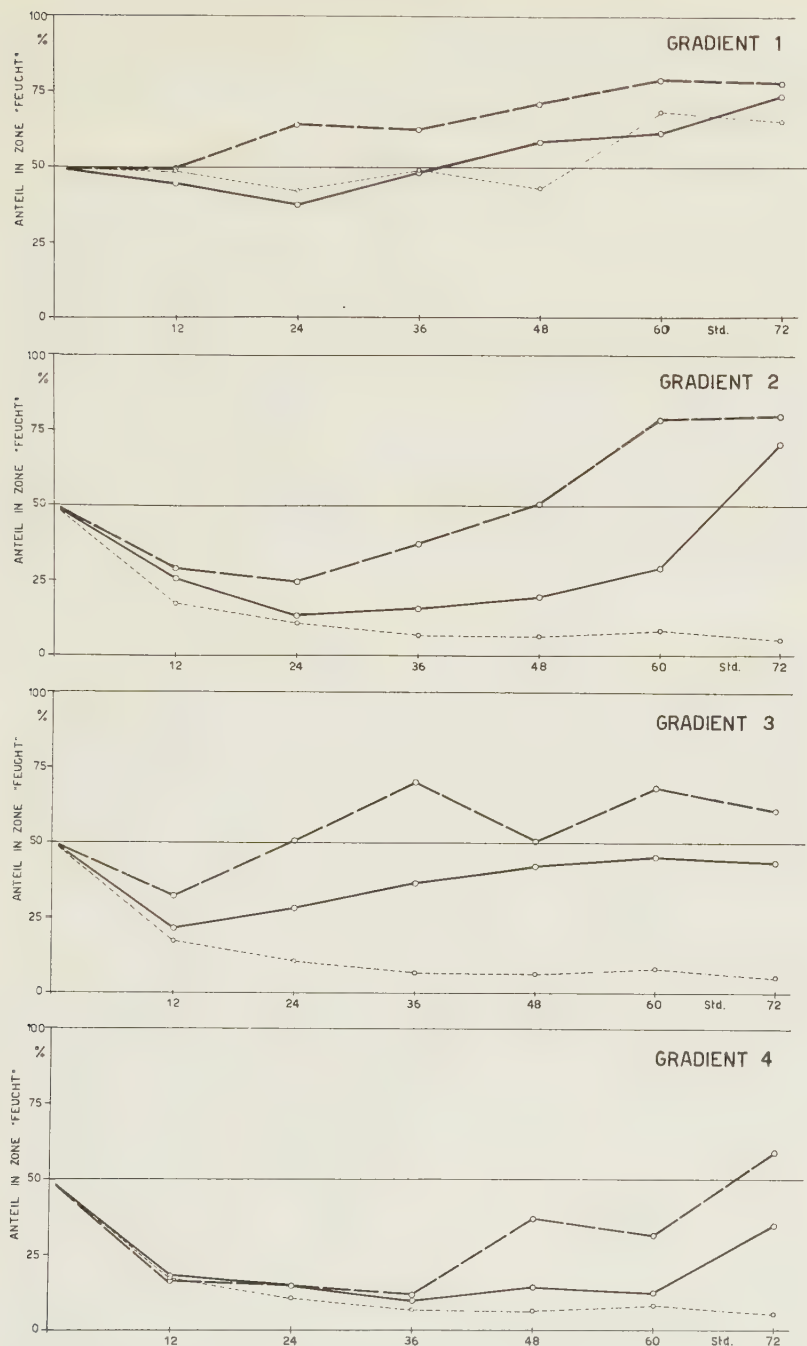


Abb. 12. Kalotermes. Intensität der Reaktion von Larven in den Luftfeuchtigkeitsgradienten 1—4. Vorbehandlung: ——— «aus feucht»; — — — «aus trocken». Kontrollversuche: ·····.

die Verteilung während des 1. Tages ziemlich ähnlich, doch befanden sich schon am 2. Tag ebenso viele Larven im Mittelabschnitt 4 wie in den Endabschnitten, und am 3. Tag war die Mehrheit (35%) im feuchtesten Abschnitt beisammen.

Reaktionsintensität: Die Kurven der Reaktionsintensität (Abb. 12, Gradient 4) liegen anfangs nahe bei jenen der Kontrollversuche, d. h. die Larven vereinigen sich infolge ihrer Thigmotaxis etwa in gleicher Anzahl an den trockenen Bahnen des Gradienten 4 wie in der isohygren Orgel. Bei den Larven «aus feucht» weist die Reaktionsintensität längere Zeit sehr tiefe Werte auf und steigt erst gegen Ende der Versuchszeit auf 35%, nachdem ein Teil der Gruppen nach der Mitte in die Zone «Feucht» hinübergewechselt ist. Bei den Larven «aus trocken» bewirkt die Vorbehandlung diesen Wechsel schon früher: Die Intensitätskurve hebt sich schon am Ende des 2. Tages von jener der Kontrollversuche ab, und am Ende des 3. Tages sind die Larven sogar mehrheitlich (60%) in der Zone «Feucht» beisammen.

E. Ergebnisse an *Reticulitermes*.

Für die Versuche an *Reticulitermes* wurden zwei Gradienten (Abb. 13) benutzt: der Gradient 1 mit der höchsten Luftfeuchtigkeit am rechten Orgelende (Typus I) und der Gradient 2 mit dem Luftfeuchtigkeitsmaximum in der Orgelmitte (Typus II). Sie wurden wie bisher (vgl. Seite 122) in die Zonen «Feucht» und «Trocken» eingeteilt, welche folgenden Luftfeuchtigkeitsbereichen entsprachen:

	«Trocken»	«Feucht»
Gradient 1	15—40% r.LF	56—95% r.LF
Gradient 2	18—36% r.LF	41—76% r.LF

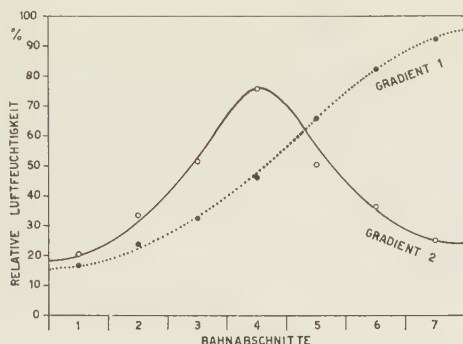
Ältere, stabilisierte Larven (= Arbeiterstadien 4—6 nach BUCHLI 1950, 1956), welche im Staat die Funktionen von Arbeitern ausüben, wurden aus größeren Kolonien entnommen und vor den Versuchen entweder auf feuchtem Filtrierpapier («aus feucht») oder während 4—6 Stunden in sehr trockener Luft («aus trocken») gehalten.

Insgesamt wurden 700 Larven untersucht, die sich wie folgt auf die Kontrollversuche und auf die beiden Gradienten verteilen:

	«aus feucht»	«aus trocken»
Kontrollversuche	120	40
Gradient 1	160	110
Gradient 2	160	110

Die Versuche mit *Reticulitermes* wurden ebenfalls bis zu 72 Stunden beobachtet, und die Verteilung der Versuchstiere in der Orgel anfänglich nach jeder Stunde, später alle 2 Stunden notiert. Zur Auswertung wurden alle diese Positionen in 12stündige Perioden zusammengefaßt.

Abb. 13. Reticulitermes.
Verlauf der Luftfeuchtigkeits-
gradienten.



1. Kontrollversuche.

Verhalten und Verteilung: Die einzelnen Reticulitermes bewegen sich fast ebenso rasch in den Laufbahnen wie die Nasutitermes. Auch in ihrem Verhalten stimmen sie mit jenen überein (S. 123 ff.). Ihre Thigmotaxis und ihr Sozialtrieb führen zwar nicht so schnell wie bei Nasutitermes, doch bedeutend rascher als bei Kaloterme zur Gruppenbildung, welche meist nach 2—5 Stunden abgeschlossen ist.

Die Reticulitermes-Larven sammelten sich fast ausschließlich in den beiden Endabschnitten 1 und 7, deren Anteile am Ende des 3. Tages fast 95% betragen. In den mittleren Abschnitten waren stets verhältnismäßig wenig Versuchstiere zu beobachten.

Reaktionsintensität: Die Intensität der Reaktion der Reticulitermes in den Kontrollversuchen wird entsprechend den beiden Gradiententypen auf zwei Arten berechnet (vgl. Seite 122).

Für den Vergleich mit Gradient 1 ist die Reaktionsintensität als prozentualer Anteil der Larven in der Zone «Rechts» (Abschnitte 5—7) in Abb. 14 oben eingezeichnet. Die theoretische Erwartung der Gleichverteilung auf beiden Seiten der Orgel wird durch die nahe bei 50% liegenden Werte bestätigt (größte Abweichung 8%). In der isohygen Orgel wird somit keine Seite bevorzugt.

Für den Vergleich mit Gradient 2 enthält die Abb. 14 unten die Reaktionsintensität als prozentualen Anteil in der Zone «Mitte» (Abschnitte 3—5). Da die Larven sich durch ihre Thigmotaxis an den Bahnenden ansammeln, sind ihre Werte von Anfang an sehr gering. Die Reaktion der Reticulitermes in der isohygen Orgel verläuft somit gleich wie jene der Nasutitermes und der Kaloterme, unterscheidet sich jedoch in der zur Ansammlung in den Endabschnitten benötigten Zeit: bei Nasutitermes sind innert einer Stunde, bei Kaloterme am 2. Tag und bei Reticulitermes im Laufe des ersten Tages mehr als 90% der Versuchstiere an den Enden beisammen.

2. Versuche im Gradient 1.

Verhalten und Verteilung: Wie in den Kontrollversuchen sammelten sich die *Reticulitermes* auch im Gradienten 1 innert 3–6 Stunden zuerst an beiden Orgelenden in etwa gleicher Anzahl. Von den am feuchten Ende vereinigten Gruppen wurden nur vereinzelte Larven in den übrigen Abschnitten angetroffen, wogegen von den Gruppen am trockenen Ende viel häufiger einzelne Larven abwanderten. Den letzteren kommt wohl hier auch die Rolle der Kundschafter zu, welche im Laufe des 1. und 2. Tages diese Gruppen zum Wechsel nach der feuchten Seite veranlassen, wobei es mehrere Stunden dauert, bis sich die ganze Gruppe dort wieder vereinigt. In den Kontrollversuchen wurde nie ein Wechsel beobachtet, und im Gradienten erfolgte er in allen Fällen nur nach der feuchten Seite hin.

Die Verteilung zeigte zunächst eine Konzentration der Larven in den beiden Endabschnitten, dann eine langsame Verlagerung nach der feuchten Seite. Bei den Larven «aus feucht» verschob sich die Verteilung vor allem am 2. Tag, und am 3. Tag waren etwa 60% der Larven im feuchten Abschnitt 7. Bei den Larven «aus trocken» nahm der Anteil der feuchten Seite schon am Ende des 1. Tages deutlich zu; schlußendlich waren fast 85% der Larven im Abschnitt 7.

Reaktionsintensität: In Abb. 14 (Gradient 1) sind die Kurven der Intensität der Reaktion der *Reticulitermes* als prozentuale Anteile in der Zone «Feucht» dargestellt. Bei den Larven «aus feucht» verschiebt sich die anfängliche Gleichverteilung am 2. Tag zugunsten der Zone «Feucht». Auch die Larven «aus trocken» weisen nach anfänglicher Gleichverteilung immer größere Anteile in «Feucht» auf; am 3. Versuchstag steigt die Reaktionsintensität auf über 90%.

Vergleicht man diese Ergebnisse mit den Kontrollversuchen, so zeigt sich, daß die *Reticulitermes*-Larven im Gradienten 1 zuerst zum Reaktionsort auf die feuchtere Seite hingelenkt werden durch die Thigmotaxis nach den Bahnenden geführt werden. Die Larven «aus feucht» reagieren nur in geringem Ausmaß auf den Reaktionsort, während sich die Larven «aus trocken» infolge ihres stärkeren Feuchtkeitsbedürfnisses stärker nach der feuchten Seite wenden.

3. Versuche im Gradient 2.

Verhalten und Verteilung: Das Verhalten im Gradienten 2 wurde nachfolgend zunächst nur nach der Thigmotaxis und Gruppierungsreaktion untersucht, wobei nur die Individuen gezählt wurden, in

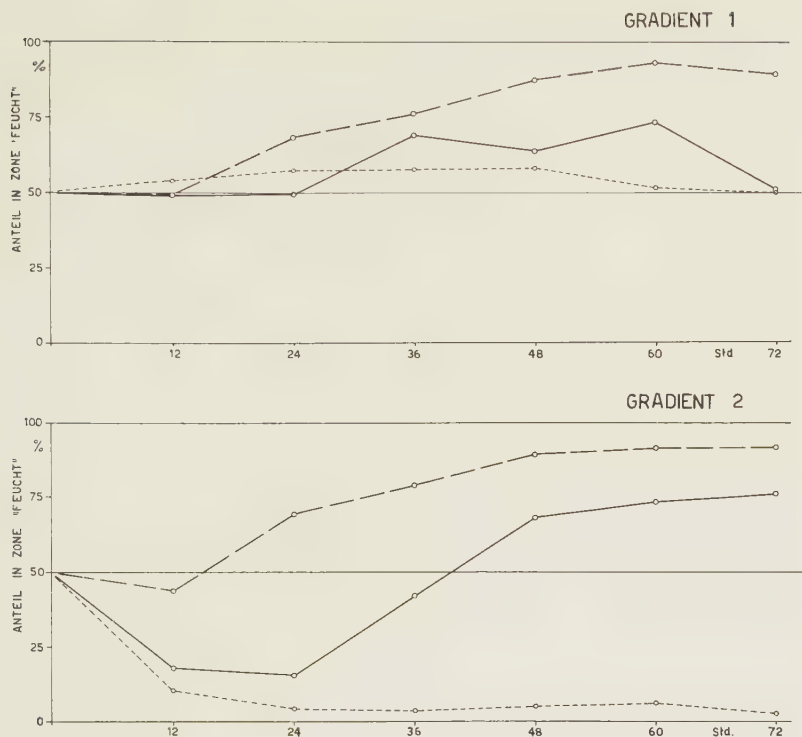


Abb. 14. *Reticulitermes*, Intensität der Reaktion von Larven in den Luftfeuchtigkeitsgradienten 1 und 2. Vorbehandlung: ——— «aus feucht»; ——— «aus trocken». Kontrollversuche: ---.

der feuchten Mitte hielten sich nur einzelne Larven auf. Später begannen — nach Erkundungsgängen einzelner Larven — die Gruppen ihren Platz in die feuchte Mitte zu verlegen.

Die Larven «aus feucht» verteilten sich zuerst zu 70% in den Endabschnitten 1 und 7. Von den übrigen Abschnitten trat nur der mittlere durch einen etwas größeren Anteil hervor, der im Laufe des 2. und 3. Tages weiter anstieg und am Schluß über 65% enthielt. Die Larven «aus trocken» zeigten schon während der ersten 12 Stunden ein geringes Übergewicht im Abschnitt 4, wo am Ende über 85% der Larven beisammen waren.

Reaktionsintensität: Als Maß der Reaktionsintensität sind die prozentualen Anteile in «Feucht» in Abb. 14 (Gradient 2) aufgezichnet. Diese Versuche zeigen, daß sich die *Reticulitermes*-Larven im Gradienten 2 während der ersten Stunden wie in der isohygren Orgel verhalten, indem sie sich thigmotaktisch an den trockenen Bahnden gruppierten. Im Laufe des 1. Tages heben sich diese

Kurven von jener der Kontrollversuche ab, da die Larven die höhere Luftfeuchtigkeit aufsuchen.

Die Vorbehandlung der *Reticulitermes* bewirkt, daß die Larven «aus trocken» schon während des 1. Tages auf die gebotenen Differenzen reagieren (am 3. Tag sind über 90% in der Zone «Feucht»); bei den Larven «aus feucht» dagegen wird die Reaktion erst am 2. Tage deutlich, und am 3. Tag sind etwas über 75% in «Feucht». Übereinstimmend mit *Kaloterme*s (Seite 134) tritt die Luftfeuchtigkeitsreaktion der Larven «aus trocken» trotz der kürzeren Austrocknungsdauer von 4—6 Stunden ebenfalls ungefähr 24 Stunden früher auf.

F. Ergebnisse an *Zootermopsis*.

Die Versuche mit *Zootermopsis* wurden in zwei Gradienten des Typus II angesetzt, von denen der Gradient 2 die höchste Luftfeuchtigkeit im Mittelabschnitt 4 aufwies, wie dies bisher bei den Gradienten 2 der Fall war¹⁰. Der Gradient 2 wurde ebenfalls in die Zonen «Feucht» und «Trocken» eingeteilt (vgl. Seite 122), die den Luftfeuchtigkeitsbereichen 17—37% r.LF, bzw. 41—77% r.LF entsprachen.

Aus einer größeren *Zootermopsis*-Kolonie wurden 160 ältere Larven und 10 Soldaten für die Versuche entnommen und gruppenweise mit verschiedenen Vogelmarkierfarben «Geigy» gekennzeichnet. Diese Markierung gab Aufschluß über ihre vorherige Verwendung und verhinderte, daß eine Gruppe allzuoft in die Laufbahnen eingesetzt wurde.

Neben 37 Kontrollversuchen und 57 Versuchen im Gradienten 1 wurden 119 Versuche im Gradienten 2 durchgeführt, von denen für 47 Versuche die Tiere vorher auf feuchtem Filtrierpapier («aus feucht») gehalten und für 45 Versuche vorher während 2—24 Stunden trockener Luft («aus trocken») ausgesetzt wurden. 27 Gruppen dieser Larven «aus trocken» wurden, nachdem ihnen während 2—3 Stunden Gelegenheit zum Wassertrinken geboten worden war, erneut auf ihre Feuchtigkeitsreaktion hin untersucht («nach Wasseraufnahme»).

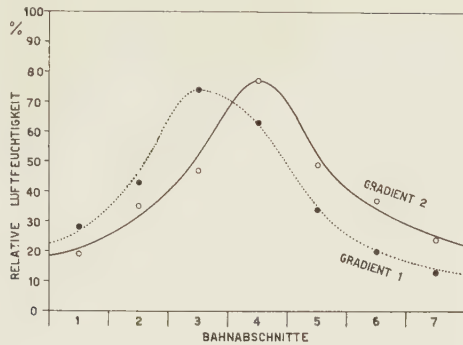
Die Laufbahnen für *Zootermopsis* mußten auf 2 cm verbreitert werden, um diesen großen Tieren genügend Bewegungsfreiheit zu gewährleisten. Die Verteilung in den Laufbahnen wurde während 6 Stunden viertelstündlich notiert und zur Auswertung in einstündige Perioden zusammengefaßt.

1. Kontrollversuche mit Larven.

Verhalten und Verteilung: Die einzelnen *Zootermopsis* bewegen sich anfänglich sehr rasch und aufgeregt in den Laufbahnen, beruhigen sich aber nach einer halben Stunde und verweilen dann

¹⁰ Der Gradient 1 war asymmetrisch aufgebaut: das Feuchtigkeitsmaximum lag im Abschnitt 3, der von den Larven in gleicher Weise aufgesucht wurde wie der Abschnitt 4 des Gradienten 2. Dadurch konnte gezeigt werden, daß der symmetrische Aufbau der Gradienten 2 keinerlei begünstigende Wirkung auf die Luftfeuchtigkeitsreaktionen ausübt.

Abb. 15. Zootermopsis.
Verlauf der Luftfeuchtigkeits-
gradienten.



länger an einem Ort, häufig in kleineren Gruppen, die aber noch dauernd wechseln können. Beim Laufen führen Kopf und Antennen in rascher Folge Suchbewegungen nach allen Richtungen aus. Der Kontakt mit den Wänden spielt beim Laufen und bei der Gruppenbildung eine wesentliche Rolle. Infolge ihrer Thigmotaxis halten sie sich an den Bahnenden meist etwas länger auf, was zu vermehrten Begegnungen und damit zum Bleiben an diesen Stellen führt; so sammelt sich hier nach 1 ½ Stunden der größte Teil, nach 4—6 Stunden die gesamte Gruppe.

Die Verteilung der Zootermopsis-Gruppe zeigte diese Ansammlung an den Bahnenden. Die beiden Endabschnitte 1 und 7 wiesen schon im Laufe der 1. Stunde je etwa ein Drittel der Larven auf, der Rest verteilte sich in den mittleren Abschnitten. Nach 6 Stunden waren in den beiden Endabschnitten über 90% der Larven beisammen.

Reaktionsintensität: Für den Vergleich mit den Ergebnissen des Gradienten 2 wird die Reaktionsintensität der Kontrollversuche als prozentualer Anteil in der Zone «Mitte» (Abschnitte 3—5) ausgewertet und ist in Abb. 16 eingezeichnet. Die Kurve zeigt die von Anfang an geringen Werte der Reaktionsintensität, welche nach 6 Stunden bis auf 6,3% absinken.

Die Reaktion der Zootermopsis-Larven in der isohygen Orgel stimmt mit jener der oben beschriebenen Termitenarten überein. Durch die Thigmotaxis und durch den Sozialtrieb gruppieren sie sich sehr rasch an den Bahnenden; bei Zootermopsis haben sich dort nach 4 Stunden 90% der Larven eingefunden.

2. Versuche mit Larven in Gradient 2.

Wie in den Kontrollversuchen tritt das thigmotaktische Verhalten der Larven nach den Seitenwänden und nach den Bahnenden ebenfalls hervor, wird aber durch die hohe Feuchtigkeit in der

Mitte des Gradienten schwächert, daß die Gruppierung an den Bahnenden geringer ist oder überhaupt wegfällt. Dabei erweist sich die Vorbehandlung (Seite 149) als sehr wichtig. Die Auswertung der Reaktionsintensität nach der Zone «Feucht» Abschnitte 3—5 ist als prozentualer Anteil in Abb. 16 dargestellt.

Die Larven «aus feucht» verteilen sich besonders während der ersten zwei Stunden unregelmäßig über die ganze Laufbahn; neben kleinen Gruppen an den Bahnenden hielten sich einzelne Larven oder kleinere Gruppen in allen mittleren Abschnitten auf. In der Zone «Feucht» befand sich während der ersten zwei Stunden etwa ein Drittel der Larven; dann stieg die Intensität langsam an, und die Gleichverteilung in beiden Zonen wurde nach 6 Stunden erreicht.

Die Larven «aus trocken» zeigten sofort hygropositives Verhalten. Nur in wenigen Versuchen kam es zu einer vorübergehenden Gruppierung an den trockenen Bahnenden. In den meisten Fällen (besonders bei Larven nach langer Austrocknung) sammelte sich die Gruppe schon während der ersten Stunde ziemlich geschlossen im feuchtesten Abschnitt 4. Daher wies die Reaktionsintensität von Anfang an sehr hohe Werte auf: in der 2. Stunde 90%, nach 3—6 Stunden über 95%.

Larven (nach Wasseraufnahme): Wurden die Larven «aus trocken» mit deutlich hygropositiver Reaktion nach den obigen Versuchen zum Wassertrinken auf feuchtes Filtrierpapier gebracht und nach 2—3 Stunden wiederum im Gradienten untersucht, so ergab sich eine Verteilung, wie wir sie von den Versuchen mit Larven «aus feucht» her kennen: der größte Teil der Larven sammelte sich mehr oder weniger stark an den trockenen Bahnenden und der Rest hielt sich allein oder in kleinen Gruppen in den übrigen Abschnitten auf. Diese hygromegative Reaktion wird durch die geringen Werte der Reaktionsintensität (25—30%) ausgedrückt.

3. Versuche mit Soldaten im Gradient 2.

Im Gegensatz zu *Kaloterme*s und *Reticuliterme*s, in deren Kolonien nicht genügend Soldaten vorhanden waren, konnte bei *Zootermopsis* wenigstens eine einzige Soldaten-Gruppe zusammengestellt werden. Infolge der kleinen Anzahl Versuche dürfen aber die quantitativen Angaben über ihre Reaktionen nur als Anhaltspunkte gewertet werden (Abb. 17).

Die Bewegungen der Soldaten von *Zootermopsis* sind etwas ungeschickter als die der Larven, sie können aber ebenso rasch laufen. Auch die Soldaten orientieren sich thigmotaktisch und finden sich daher in den isohygren Laufbahnen an den Bahnenden ein.

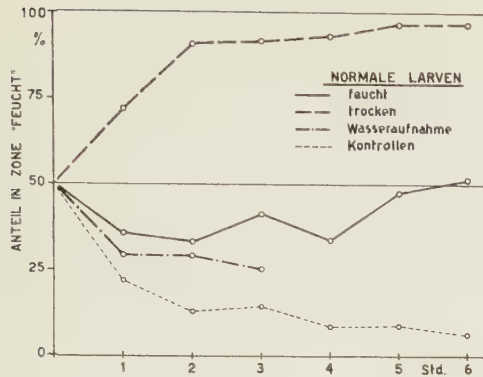


Abb. 16.

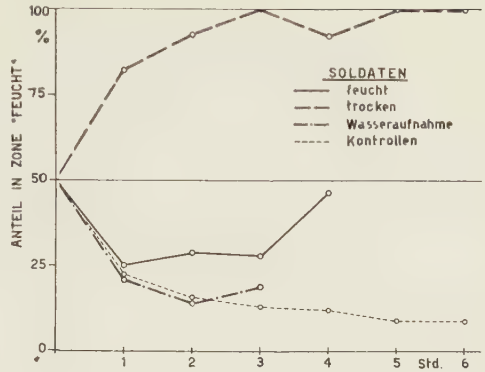


Abb. 17.

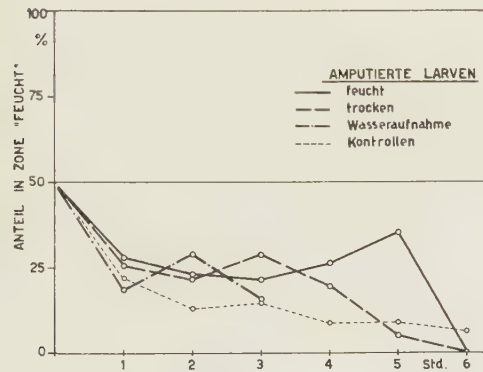


Abb. 18.

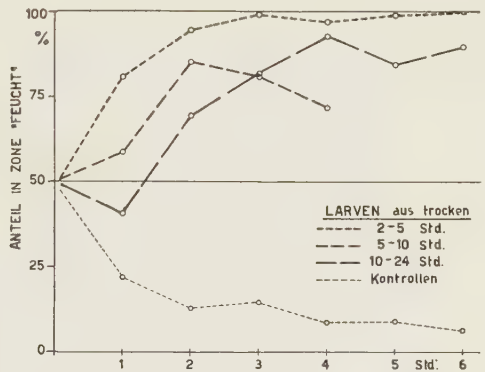


Abb. 19.

Abb. 16—19. Zootermopsis. Intensität der Reaktion im Luftfeuchtigkeitsgradienten 2.

Im Gradienten 2 wurde diese Reaktion jedoch je nach der Vorbehandlung der Soldaten teilweise oder vollkommen unterdrückt.

Die Soldaten «aus feucht» sammelten sich anfänglich noch an den Bahnenden; erst nach der 2. Stunde setzten sich einzelne in der feuchten Mitte fest. Die Reaktionsintensität stieg nach 4 Stunden auf 46%. Wie bei den Larven «aus feucht», so ist auch hier bei den Soldaten angedeutet, daß sie allmählich nach der feuchten Mitte hinüberwechseln, so daß die hygropositive Reaktion später positiv werden würde.

Die Soldaten «aus trocken» begannen sich dagegen schon nach einer halben Stunde im feuchtesten Mittelabschnitt 4 zu sammeln und waren nach 1 Stunde als geschlossene Gruppe beisammen. In den hohen Werten der Reaktionsintensität (bis 100%) kommt diese von Anfang an deutlich hygropositive Reaktion zum Ausdruck.

Soldaten «nach Wasseraufnahme»: Die eben noch positiv reagierenden Versuchstiere gruppierten sich nach der Wasseraufnahme sofort wieder an den trockenen Bahnenden (wie die Soldaten «aus feucht»). Die geringen Werte der Reaktionsintensität (15—20%) besagen eine deutlich hygronegative Reaktion dieser Soldaten ¹¹.

Die Ergebnisse dieser wenigen Versuche deuten an, daß sich die Soldaten im Gradienten 2 ganz ähnlich verhalten wie schon die Larven. Das gleiche gilt auch für die im Gradienten 1 durchgeführten Versuche.

G. Reaktionen antennenloser Termiten.

Nachdem sich herausgestellt hatte, daß die vier Termitenarten die Luftfeuchtigkeitsdifferenzen der Gradienten wahrnehmen können, suchten wir nach den entsprechenden Sinnesorganen.

In der Literatur sind bei Insekten solche Organe mehrfach beschrieben worden (vgl. Fußnote ⁵). So lokalisierten WIGGLESWORTH (1941) bei *Pediculus* und später HAFEZ (1950) bei *Musca*-Larven die Feuchtigkeitswahrnehmung auf kleine Erhebungen mit je 4 feinen Haaren (sog. Büschelorgane). Auf den Antennen von *Tenebrio* fand PIELOU (1940) gruben- und stäbchenförmige Organe des Feuchtigkeitssinnes; ROTH & WILLIS (1951, 1952) beschrieben basiconic und trichoide Sensillen der Antennen von *Tribolium* und anderen Coleopteren sowie auf den Antennen von *Aedes* und *Blattella*. LEES (1943), BENTLEY (1944), BEGG & HOGBEN (1946) und PERTTUNEN (1955) konnten die Feuchtigkeitssinnesorgane zwar nicht direkt identifizieren, aber wenigstens deren Lage auf Antennen und Mundgliedmaßen beschränken. Mehrere Autoren nehmen auch an, daß vielleicht weitere dünnwandige Stellen der Körperoberfläche ohne spezielle Sinnesorgane (d. h. durch Propriozeptoren) zur Registrierung der Wasserverdunstung präformiert sein können. Den einzigen Hinweis auf Feuchtigkeitssinnesorgane bei Termiten gab MARCUS (1948, 1949, 1956), welcher gewisse Organe des Kopfes von *Nasutitermes chaquimayensis* nach ihrem Bau als Hygrometer bezeichnete; ein experimenteller Nachweis dieser Ansicht wurde bisher jedoch nicht unternommen. Mit den vorliegenden Versuchen sollte ein erster Schritt in dieser Richtung getan werden.

¹¹ Diese Erscheinung ist auch ernährungsphysiologisch interessant, denn sie zeigt, daß die normalerweise auf Trophallaxis angewiesenen Soldaten wohl Wasser selbständig zu sich nehmen können.

Bei der Beobachtung unserer Versuchstiere in den Gradienten fielen immer wieder die intensiven Kopf- und Antennenbewegungen auf. Dies und die Befunde an anderen Insekten legten nahe, daß die Termiten sich mit Hilfe der Antennen in den Laufbahnen orientieren, und daß die Luftfeuchtigkeitssinnesorgane zunächst einmal auf den Antennen zu suchen sind.

Die Larven von *Kaloterme*s und *Reticuliterme*s bewegten sich nach der Antennenamputation kaum oder überhaupt nicht mehr vom Fleck und gingen innert kurzer Zeit ein. Auch die Arbeiter der *Nasutiterme*s überlebten diesen Eingriff nicht. Dagegen konnten bei den großen *Zootermopsis*-Larven die Antennen verhältnismäßig leicht amputiert werden, vor allem auch ohne sie zu narkotisieren. Mit einer feinen Schere wurde den mit Hilfe eines Pinsels unter dem Binokular festgehaltenen Larven rasch der distale Teil der Antenne abgetrennt. Wenn die ganze Antenne bis zum Basalglied entfernt wurde, so bewegten sich die Larven nur noch schwerfällig und unregelmäßig, so daß sie für sinnesphysiologische Versuche nicht mehr zu gebrauchen waren. Dies hängt wohl mit der kinetischen Funktion des im 2. Antennenglied gelegenen Johnston'schen Organs zusammen (CHILD 1946, RICHARD 1950 c), weshalb darauf geachtet wurde, daß wenigstens 2 oder 3 Glieder intakt blieben. Der austretende Hämolymphetropfen wurde so weit entfernt, daß nur ein dünner Koagulationspfropf den Stumpf abschloß. Auf diese Weise wurden bei 20 *Zootermopsis*-Larven (2 Gruppen) die Antennen amputiert, und deren Reaktionen gegenüber Luftfeuchtigkeit im Gradienten 2 (Abb. 15) in insgesamt 46 Versuchen geprüft.

Diese Larven liefen in den Laufbahnen fast ebenso schnell hin und her wie normale Tiere. Sie führten ebenfalls seitliche Kopfbewegungen aus und schwenkten ihre Antennenstümpfe nach allen Richtungen. Für Laufrichtung und Zwischenhalte spielten die Seitenwände und die Bahnenden die gleiche Rolle wie bei den normalen Larven (Seite 146), d. h. diese orientierten sich ebenfalls thigmotaktisch. Zudem führten die Begegnungen der antennenlosen Larven, besonders an den Bahnenden, sogar noch häufiger und rascher zur Gruppenbildung.

Die Ergebnisse sind als Reaktionsintensität nach «Feucht» ausgewertet und je nach der Vorbehandlung separat in Abb. 18 eingezeichnet (vgl. Abb. 16: normale Larven!). Die amputierten Larven «aus feucht» reagierten — wie aus den Ergebnissen mit normalen Larven erwartet werden konnte — deutlich hygronegativ; die geringen Werte der Reaktionsintensität stiegen nicht über 35%. Das gleiche gilt für die amputierten Larven «nach Wasseraufnahme». Von besonderem Interesse sind nun die Ergebnisse an den vorher trocken gehaltenen Larven ohne Antennen. Im Gegensatz

zu den sofort positiv reagierenden normalen Larven «aus trocken» verhielten sich die amputierten Larven «aus trocken» gegenüber den Feuchtigkeitsdifferenzen des Gradienten 2 negativ, denn sie sammelten sich zur Hauptsache an den beiden trockenen Bahnenden an. Die prozentualen Anteile in der Zone «Feucht» stiegen bestenfalls gegen 30%.

Daraus ist zu schließen, daß auf den vorderen Antennengliedern besondere Sinnesorgane der Feuchtigkeitswahrnehmung liegen müssen. Bei der Suche nach solchen konnten aber auf allen Antennengliedern außer Sinnesporen und verschieden langen Haaren — welche zwar theoretisch beide Luftfeuchtigkeit wahrnehmen könnten, jedoch auch auf anderen Körperteilen (vgl. STOKES 1893, HARTWELL 1924, NOYES 1930, RICHARD 1949—1954) vorkommen — keine spezifisch gebauten Sinneszellen gefunden werden. Auf Grund unserer Versuche können wir somit lediglich etwas über die Lage, nicht aber über die Sinnesorgane selbst aussagen.

H. Diskussion.

An Hand der Resultate soll im folgenden versucht werden, die Reaktionen der vier Termitenarten gegenüber Luftfeuchtigkeit auf Grund der in der Natur gegebenen Verhältnisse zu deuten.

1. Tendenz zum Sozialverband und Thigmotaxis (Kontrollversuche).

In den isohygren Laufbahnen treten bei allen vier Arten zwei wesentliche Erscheinungen zutage: die mit der Organisation des Soziallebens verknüpfte Tendenz zur Gruppenbildung und die durch Thigmotaxis bewirkte Ansammlung der Gruppen an den Bahnenden.

Beobachtungen an Einzeltieren und Gruppen ließen die Bedeutung der Thigmotaxis für ihr Verhalten erkennen. In den Laufbahnen sind alle vier Termitenarten bestrebt, mit den Wänden in Kontakt zu bleiben; beim Ausfall dieser taktilen Reize steigert sich die Erregung, und die Kopf- und Antennenbewegungen verstärken sich. Die optimalen Bedingungen zur Befriedigung des Kontaktbedürfnisses herrschen an den Bahnenden, wo sich infolgedessen Ansammlungen ergeben.

Im natürlichen Milieu ist den Termiten ein dauernder Kontakt mit Wänden und Artgenossen geboten, denn das eigentliche Termitennest besteht aus einem System von engen Gängen und kleinen Hohlräumen («Endoécie» nach GRASSÉ 1949), in welchen die

Termiten hin und her zirkulieren; auch die zu den Nahrungs- und Wasserquellen führenden Gänge und Galerien («Périécie») sind im Verhältnis zu den Termiten im Durchmesser sehr knapp bemessen. Es ist ferner anzunehmen, daß sich die Thigmotaxis schon beim Bau des Nestes und der Galerien auswirkt, so daß diese gewissermaßen ‚nach Maß‘ errichtet werden und dem Reaktionsoptimum der Termiten entsprechen.

Daß eine einzelne Termiten in der Laufbahn nicht zur Ruhe kommt, überrascht bei einem sozialen Insekt, das gewissermaßen ständig nach seinesgleichen sucht, weiter nicht. Wohl sind die Termiten in ihren Nestgängen zuweilen allein; den vielbegangenen Wegen haften aber mannigfache Geruchsspuren von Nestgenossen an. In den Laufbahnen dagegen mußte durch Reinigung jeglicher Geruch vermieden werden, um eindeutige Beobachtungen zu gestatten. Normales Verhalten kommt erst zustande, wenn die Termiten in Gruppen untersucht werden (vgl. Seite 124). Dies wurde neuerdings an Honigbienen bestätigt, bei welchen das Thermo- und Hygropreferendum erst bei größeren Gruppen zustande kommt (LAVIE & ROTH 1953, VERRON 1955); bei Ameisen dürften die Verhältnisse ähnlich liegen, denn GÖSSWALD (1941 a) verwendete in seinen Versuchen wohl nicht umsonst Zehnergruppen.

Die in der Laufbahn verteilten Gruppentiere verhalten sich zunächst wie isolierte Einzeltiere; sobald sie aber mit Nestgenossen in Berührung kommen, tritt ihr Sozialtrieb in den Vordergrund. KRUMBIEGEL (1932) hat die Gruppenbildung bei Tieren derselben Art als Sonderfall der Thigmotaxis, nämlich als Homoio-Thigmotaxis aufgefaßt. Bei Termiten, wie überhaupt bei sozialen Insekten, bildet die gegenseitige Anziehung die Grundlage ihres Staatenlebens (GRASSÉ 1952, LE MASNE 1952). Die Gruppierung wird ausgelöst durch reziproke Stimuli — taktile und olfaktive — zwischen der Gruppe und dem Einzeltier; als Begleiterscheinungen des Zusammenschlusses zum Verband treten auf: Beruhigung, gegenseitige Pflege und Nahrungsaustausch. Die Tatsache, daß das hetero- und homoio-thigmotaktische Verhalten auch bei antennenlosen Larven nicht beeinträchtigt ist, steht zwar scheinbar im Gegensatz zu den Befunden von LEDOUX (1945) an Blattiden, bei welchen durch die Amputation der Antennen jegliche Gruppierung ausfiel. Doch führen die Blattiden ja kein entwickeltes Sozialleben wie die Termiten; bei diesen müssen deshalb andere sinnesphysiologische Gegebenheiten vorliegen, und die gegenseitige Anziehung dürfte nicht allein durch die Sinnesorgane der Antennen gewährleistet werden.

Betrachtet man die Gruppierungsgeschwindigkeit bei den vier Termitenarten, so zeigen sich charakteristische Unterschiede: *Nasutitermes* sammelt sich am raschesten, bei *Kaloterme*s dauert es

bedeutend länger, während die beiden andern Arten, *Reticulitermes* und *Zootermopsis*, eine Mittelstellung einnehmen. Diese Abstufung kann mit der Höhe der sozialen Differenzierung in Zusammenhang gebracht werden, denn *Nasutitermes* steht in dieser Hinsicht auf der höchsten Stufe, während die nur in kleinen Kolonien lebenden *Kaloterme*s zu den primitiveren Arten gehören (vgl. LE MASNE 1952). Wie wir gleich sehen werden, tritt diese Reihenfolge auch bei der Reaktionsgeschwindigkeit gegenüber Luftfeuchtigkeit auf.

2. *Hygrotaxis* (Versuche in den Gradienten).

Die erwähnten Verhaltensweisen, Tendenz zum Sozialverband und *Thigmotaxis*, sind auch in den Feuchtigkeitsgradienten zu beobachten: während die soziale Gruppierung an jedem Punkt der Laufbahn und ganz unabhängig von der Luftfeuchtigkeit erfolgt, tritt die *Thigmotaxis* nun in Konkurrenz mit der *Hygrotaxis*.

In den Gradienten vom Typus I fallen beide Reaktionen zusammen, in jenen vom Typus II dagegen kann sich nur eine von beiden auswirken. Je nach der Stärke der *Hygrotaxis* gruppieren sich die Versuchstiere anfänglich noch an den trockenen Bahnenden oder sammeln sich sofort in der feuchten Orgelmitte. Eigentlich wären in den Gradienten vom Typus I deutlichere Reaktionen zu erwarten, doch zeigen die Ergebnisse gerade das Gegenteil, d. h. die Termiten sammeln sich stärker in der Zone «Feucht», wenn sie sich nur von einem Bahnende bis in die Orgelmitte (Typus II) und nicht bis an das gegenüberliegende Ende (Typus I) begeben müssen. Dies hängt vermutlich damit zusammen, daß die Gradienten vom Typus II viel steiler ansteigen, d. h. größere Luftfeuchtigkeitsunterschiede von Abschnitt zu Abschnitt aufweisen.

Daß die Reaktionsintensität von der Größe der jeweils gebotenen Luftfeuchtigkeitsdifferenzen abhängig ist, zeigt sich auch am verschiedenen Verhalten der *Kaloterme*s in den Gradienten 2, 3 und 4 (Abb. 12): die Reaktion ist um so intensiver, je größer diese Differenzen sind; so sind am 3. Tag in der Zone «Feucht» des Gradienten 2 (Differenz 50% r.LF) mehr Termiten beisammen als in den Zonen «Feucht» der Gradienten 3 und 4 (Differenzen 35% r.LF). Die Reaktionsintensität hängt ferner vom Luftfeuchtigkeitsbereich ab, in welchem die gebotenen Differenzen liegen. Aus diesem Grunde reagieren die *Kaloterme*s-Larven — bei gleichen Luftfeuchtigkeitsdifferenzen — im Gradienten 3 (im trockenen Bereich, 5—40% r.LF) deutlicher als im Gradienten 4 (60—95% r.LF).

Bei *Kaloterme*s, *Reticulitermes* und *Zootermopsis* tritt die *Hygrotaxis* bei den vorher trocken gehaltenen Tieren («aus trocken»)

merklich rascher auf. Daraus ist zu schließen, daß der physiologische Zustand der Termiten, d. h. ihr verringerter Wassergehalt, eine nicht unwesentliche Rolle spielt. Dies wird durch die bei Zootermopsis nachgewiesene Reaktionsumkehr der Larven «nach Wasseraufnahme» bestätigt (Abb. 16). Eine nähere Analyse der Reaktion der Zootermopsis-Larven «aus trocken» ergibt sogar, daß die Reaktionsintensität in direktem Zusammenhang mit der Austrocknungsdauer steht (Abb. 19). Bei Kaloterme bewirkt die 24stündige Haltung in trockener Luft, daß ihre Reaktionsintensität jener der Larven «aus feucht» etwa um die Austrocknungsdauer vorausgeht. Die gleiche Wirkung wird aber bei Reticulitermes schon durch 6-stündige Austrocknung erzielt; auf Grund ihrer bedeutend kürzeren Lebensdauer in trockener Luft (Abb. 2) ist anzunehmen, daß die Reticulitermes rascher Wasser verlieren als die Kaloterme, daß also schon nach kurzem Aufenthalt in trockener Luft ein starkes Feuchtigkeitsbedürfnis vorhanden ist. Daß sich bei den ebenfalls sehr empfindlichen Nasutitermes durch die 1- oder 2stündige Vorbehandlung nur geringe Unterschiede in der Reaktion ergeben, beruht auf dem besonders fein ausgebildeten Feuchtigkeitssinn, denn auch die Tiere «aus feucht» reagieren sehr rasch und deutlich.

Es wurde weder versucht, die Orientierungsmechanismen, welche die Termiten zu den hohen Luftfeuchtigkeiten führen, näher aufzuklären, noch ihre Hygrotaxis in die von KÜHN (1919), bzw. von FRAENKEL & GUNN (1940) vorgeschlagenen Systeme einzureihen. Wohl sind bei den einzelnen Termiten charakteristische Verhaltenselemente (z. B. die Suchbewegungen der Antennen) zu beobachten, eine klare Feuchtigkeitsreaktion tritt jedoch erst bei größeren Gruppen zutage. Durch die sozialen Faktoren (Kundschafter etc.) wird der Mechanismus der Reaktion wesentlich komplexer, so daß eine schematische Einteilung sehr schwierig, wenn nicht unmöglich sein dürfte. Es wäre deshalb wohl gerechtfertigt, für diesen speziellen Fall eine Sonderkategorie zu schaffen.

Was das Verhalten der verschiedenen Kasten anbelangt, so zeigen sich bei Zootermopsis zwischen Soldaten (Abb. 17) und Larven (Abb. 16) keine Unterschiede, während dagegen bei Nasutitermes die Soldaten rascher und deutlicher als die Arbeiter reagieren. Ähnliche Verhaltensunterschiede sind in der Natur zu beobachten: bei Zootermopsis verlassen Soldaten und Larven die Nestgänge kaum, und beim Eindringen von Feinden verstopfen die Soldaten mit ihren chitinierten Köpfen nur die engen Verbindungsgänge. Die Nasutitermes-Soldaten schwärmen dagegen beim Öffnen des Nestes sofort aus und stehen, wenn die Arbeiter ein Holzstück befallen, schützend um die noch nicht zugedeckten Fraßstellen. Die Soldaten verweilen viel länger im ungünstigen Außen-

klima als die Arbeiter, die nach kurzem Aufenthalt ins Nest zurückkehren, dann wieder austreten oder durch neue ersetzt werden (vgl. Lebensdauer, Seite 115).

Das unterschiedliche Feuchtigkeitsbedürfnis der vier Termitenarten läßt sich durch die Zeitdauer charakterisieren, die bis zum Auftreten einer deutlichen, von den Kontrollversuchen um 50% abweichenden Reaktion gegenüber Luftfeuchtigkeit verstreicht. Auf Grund obiger Feststellungen dürfen nur Versuche mit Termiten «aus feucht» und im Gradienten 2 herangezogen werden. Danach reagiert *Nasutitermes* weitaus am raschesten, d. h. schon innert 1 Stunde; bei *Zootermopsis* dauert es etwa 5—6 Stunden, während sich bei *Reticulitermes* die Reaktion erst am 2. Tag, bei *Kaloterme*s sogar erst am 3. Tag einstellt. Diese Unterschiede lassen sich nur teilweise aus der verschiedenen Herkunft und den anders gearteten Nestanlagen (Seite 99—101) erklären. Die erwähnten Zeitspannen stimmen zudem mit jenen überein, welche die Termiten in den Kontrollversuchen zur Gruppierung benötigen, womit eine gewisse Abhängigkeit der Feuchtigkeitsreaktion von der Entwicklungshöhe des Sozialtriebes angedeutet sein dürfte¹².

Bei den Lebensdauerversuchen haben wir gesehen, daß hohe Luftfeuchtigkeit einen lebensbegünstigenden Faktor darstellt. Die Versuche in den Gradienten zeigen, daß die Termiten zwischen günstigen und ungünstigen Luftfeuchtigkeiten instinktsicher unterscheiden können und die ihnen zusagenden Zonen aufsuchen.

V. LITERATUR.

- BACHMETJEV, P. (1907). Experimentelle entomologische Studien. Band II: Einfluß der äußeren Faktoren auf Insekten. — Sofia.
- BECKER, G. (1942). Der Einfluß verschiedener Versuchsbedingungen bei der «Termitenprüfung» von Holzschutzmitteln unter Verwendung von *Calotermes flavicollis* als Versuchstier. — Wiss. Abh. Dtsch. Mat. Prüfanst. II, 3, 55-66.
- BECKER, G. (1948). Über Kastenbildung und Umwelteinfluß bei Termiten. — Biol. Zbl. 67, 407-444.
- BECKER, G. (1955). Eine Farbmutation mit verändertem ökologischem Verhalten bei *Calotermes flavicollis*. — Z. angew. Zool. 43, 393-404.
- BEGG, M. & HOGGEN, L. (1946). Chemoreceptivity of *Drosophila melanogaster*. — Proc. Roy. Soc. London, ser. B 133, 1-19.
- BENTLEY, E. W. (1944). The biology and behaviour of *Ptinus tectus*, a pest of stored products: 5. Humidity reactions. — J. exp. Biol. 20, 152-158.

¹² Dafür sprechen auch die kürzlich von EMERSON (1956) publizierten Beobachtungen über die Feuchtigkeitsreaktionen verschiedener Termiten, denn jene Arten, die Baum- oder Hügelnester anlegen, suchen eindeutig hohe Luftfeuchtigkeit auf, während solche mit unregelmäßigen Erd- oder Holznestern nur schwach oder gar nicht (langsamer?) reagieren.

- BOURLIÈRE, F. (1952). Quelques remarques sur l'écologie comparée des Primates. — Biol. Méd. 41.
- BUCHLI, H. (1950). Recherche sur la fondation et le développement des nouvelles colonies chez le termite lucifuge (*Reticulitermes lucifugus*). — Physiol. Comp. Oecol. 2, 145-160.
- BUCHLI, H. (1956). Die Neotenie bei *Reticulitermes*. — Ins. Soc. 3, 131-143.
- BUDDENBROCK, W. v. (1952). Vergleichende Physiologie. Band 1: Sinnesphysiologie. — Basel.
- BUXTON, P. A. (1930). Evaporation from the mealworm *Tenebrio*, and atmospheric humidity. — Proc. Roy. Soc. London, ser. B 106, 560-577.
- BUXTON, P. A. (1931a). The law governing the loss of water from an insect. — Proc. Ent. Soc. London 6, 27-31.
- BUXTON, P. A. (1931b). The measurement and control of atmospheric humidity in relation to entomological problems. — Bull. ent. Res. 22, 431-447.
- BUXTON, P. A. (1932). Terrestrial insects and the humidity of the environment. — Biol. Rev. 7, 275-320.
- BUXTON, P. A. & MELLANBY, K. (1934). The measurement and control of humidity. — Bull. ent. Res. 25, 171-175.
- CASTLE, G. B. (1946). The damp-wood termites of Western U.S.A., Genus *Zootermopsis*. — p. 273-290, in: Termites and termite control. ed. by KOFOID. 2nd ed. — Berkeley.
- CHAUVIN, R. (1956). Physiologie de l'insecte, 2^e éd. — Paris.
- CHILD, H. J. (1946). Internal anatomy of termites. — p. 57-88, in: Termites and termite control, ed. by KOFOID. 2nd ed. — Berkeley.
- COOK, S. F. & SCOTT, K. G. (1932). The relation between absorption and elimination of water by *Termopsis angusticollis*. — Biol. Bull. 63, 505-512.
- DETHIER, V. G. (1953). Chemoreception. — p. 544-576, in: Insect physiology, ed. by ROEDER. — New York.
- DETHIER, V. G. (1957). The sensory physiology of blood-sucking Arthropods. — Exp. Parasit. 6, 86-122.
- DUNMORE, L. & COLLINS, M. S. (1951). Caste differences in toleration of drying in *Reticulitermes flavipes*. — Anat. Rec. 111, 513 (Abstract).
- EMERSON, A. E. (1956). Regenerative behavior and social homeostasis of termites. — Ecology 37, 248-258.
- ERNST, E. (1956). Die Reaktionen von vier Termitenarten in der Feuchtigkeitsorgel (Zusammenfassung). — Ins. Soc. 3, 229-231.
- FRAENKEL, G. & BLEWETT, M. (1945). The utilization of metabolic water in insects. — Bull. ent. Res. 35, 127-139.
- FRAENKEL, G. & GUNN, D. L. (1940). The orientation of animals. — Oxford.
- FYFE, R. V. & GAY, F. J. (1938). The humidity of the atmosphere and the moisture conditions within the mounds of *Eutermes exitiosus*. — Counc. Sci. Industr. Res. Austr., Pamphl. Nr. 82, 22 pp.
- GAY, F. J., GREAVES, T., HOLDAWAY, F. G. & WETHERLY, A. H. (1955). Standard laboratory colonies of termites for evaluating the resistance of timber, timber preservatives and other materials to termite attack. — Commw. Sci. Industr. Res. Org. Austr., Bull. Nr. 277, 60 pp.
- GEIGY, R. & ERNST, E. (1951). Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Lebensdauer verschiedener Termitenarten im Hungerversuch. — Rev. suisse Zool. 58, 414-420.
- GEIGY, R. & HUBER, M. (1952). Untersuchungen über Bau und Funktion der Stigmen bei verschiedenen *Glossina*-Arten und bei *Stomoxys calcitrans*. — Acta trop. 9, 233-263.

- GÖSSWALD, K. (1938). Über den Einfluß von verschiedener Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Lebensäußerungen der Ameisen: 1. Die Lebensdauer ökologisch verschiedener Ameisenarten unter dem Einfluß bestimmter Luftfeuchtigkeit und Temperatur. — Z. wiss. Zool. 151, 337-381.
- GÖSSWALD, K. (1941a). Idem: 2. Über den Feuchtigkeitssinn ökologisch verschiedener Ameisenarten und seine Beziehungen zu Biotop, Wohn- und Lebensweise. — Z. wiss. Zool. 154, 247-344.
- GÖSSWALD, K. (1941b). Einfluß verschiedener Luftfeuchtigkeit auf Termiten. — Mitt. Biol. Reichsanstalt 65, 33.
- GÖSSWALD, K. (1942). Methoden der Untersuchung von Termitenbekämpfungsmitteln. A. Prüfung von Materialien auf Termitenfestigkeit. — Kol. forstl. Mitt. 5, 343-376.
- GÖSSWALD, K. (1943). Richtlinien zur Zucht von Termiten. — Z. angew. Ent. 30, 297-316.
- GÖSSWALD, K. (1955). Die Gelbhalstermiten (*Calotermes flavicollis*) als Versuchstier. — p. 165-192, in: Die Termiten, hrsg. von SCHMIDT. — Leipzig.
- GOETSCH, W. (1953). Vergleichende Biologie der Insektenstaaten, 2. Aufl. — Leipzig.
- GRASSÉ, P. P. (1946). Sociétés animales et l'effet du groupe. — Experientia 2, 77-82.
- GRASSÉ, P. P. (1949). Isoptères ou termites. — Traité de Zool. 9, 408-544.
- GRASSÉ, P. P. (1952). Le fait social: ses critères biologiques, ses limites. — 34. Colloq. Internat. CNRS (Paris 1950) 7-17.
- GRASSÉ, P. P. & CHAUVIN, R. (1944). L'effet de groupe et la survie des neutres dans les sociétés d'insectes. — Rev. scient. 82, 461-464.
- GRASSÉ, P. P. & NOIROT, CH. (1947). Le polymorphisme social du termite à cou jaune (*Calotermes flavicollis*): Les faux ouvriers ou pseudergates et les mues régressives. — C. R. Acad. Sci. Paris 224, 219-221.
- GRASSÉ, P. P. & NOIROT, CH. (1948). La « climatisation » de la termitière et le transport de l'eau. — C. R. Acad. Sci. Paris 227, 869-871.
- GUNN, D. L. (1933). The temperature and humidity relations of the cockroach: 1. Desiccation. — J. exp. Biol. 10, 247-285.
- GUNN, D. L. (1935). Idem: 3. A comparison of temperature preferences, rates of desiccation and respiration of *Periplaneta americana*, *Blatta orientalis* and *Blattella germanica*. — J. exp. Biol. 12, 185-190.
- GUNN, D. L. & KENNEDY, J. S. (1936). Apparatus for investigating the reactions of land arthropods to humidity. — J. exp. Biol. 13, 450-459.
- HAFAZ, M. (1950). On the behaviour and sensory physiology of the house fly larva, *Musca domestica*. I. Feeding stage. — Parasitology 40, 215-236.
- HARTWELL, R. A. (1924). A study of the olfactory sense of termites. — Ann. Ent. Soc. Amer. 17, 131-162.
- HEERDT, P. F. VAN (1946). The temperature and humidity preferences of certain Coleoptera. — Proc. Kon. Ned. Akad. Wet. 53, 347-360.
- HERTER, K.: (1953). Der Temperatursinn der Insekten. — Berlin.
- HOLMGREN, N. (1911). Termitenstudien: 2. Systematik der Termiten. — Kungl. Sv. Vet. Akad. Handl. 46, nr. 6, 86 pp.
- KRUMBIEGEL, J. (1932). Über die Bedeutung und Einteilung thigmotaktischer Erscheinungen im Tierreich. — Zool. Anz. 100, 237-250.
- KÜHN, A. (1919). Die Orientierung der Tiere im Raum. — Jena.
- LAVIE, P. & ROTH, M. (1953). Sur le thermopreferendum et la production de la chaleur chez les abeilles. — Physiol. Comp. Oecol. 3, 57-62.
- LECLERQ, J. (1946 a). Comment conditionner l'humidité atmosphérique dans les milieux expérimentaux. — Natuurh. Maandbl. 35, 7-8.

- LECLERQ, J. (1946 b). Influence de l'humidité sur la survie de quelques Coléoptères adultes. — Ann. Roy. Soc. Zool. Belg. 77, 48-55.
- LECLERQ, J. (1947). Mise en évidence de réactions au gradient d'humidité chez plusieurs insectes. — Arch. Internat. Physiol. 55, 93-116.
- LECLERQ, J. (1948 a). Contribution à l'étude du métabolisme de l'eau chez la larve de *Tenebrio molitor*. — Arch. Internat. Physiol. 55, 412-419.
- LECLERQ, J. (1948 b). Contribution à l'étude du métabolisme de l'eau chez les nymphes et les adultes de *Tenebrio molitor*. — Arch. Internat. Physiol. 55, 451-458.
- LEDoux, A. (1945). Etude expérimentale du grégairisme et de l'interattraction sociale chez les Blattides. — Ann. Sci. Nat. Zool. sér. 11, 7, 75-104.
- LEES, A. D. (1943). On the behaviour of wireworms of the genus *Agriotes* (Col.): 1. Reactions to humidity. — J. exp. Biol. 20, 43-53.
- LE MASNE, G. (1952). Classifications et caractéristiques des principaux types de groupements sociaux réalisés chez les Invertébrés. — 34. Colloq. Internat. CNRS (Paris 1950), 19-70.
- LIGHT, S. F. (1946). Habitat and habit types of termites and their economic significance. — p. 136-149, in: Termites and termite control, ed. by KOFOID. 2nd ed. — Berkeley.
- LÜSCHER, M. (1952). Untersuchungen über das individuelle Wachstum bei der Termite *Kaloterme flavicollis*. — Biol. Zbl. 71, 529-543.
- LÜSCHER, M. (1956 a). Hemmende und fördernde Faktoren bei der Entstehung der Ersatzgeschlechtstiere bei der Termite *Kaloterme flavicollis*. — Rev. suisse Zool. 63, 261-267.
- LÜSCHER, M. (1956 b). Referat Vers. Schweiz. Naturf. Ges. in Basel (Unveröffentlicht).
- MARCUS, H. (1948). Sobre organos de sentido dudosos, quizas hygrómetros. — Folia Univ. Cochabamba 2, 30-35.
- MARCUS, H. (1949). El organo postantenal en Apterygota, Termitas y Hormigas. — Folia Univ. Cochabamba 3, 44-51.
- MARCUS, H. (1956). Die Sinnesorgane bei Articulata. — Z. wiss. Zool. 159, 225-254.
- MARTINI, E. & TEUBNER, E. (1933). Über das Verhalten von Stechmücken, besonders von *Anopheles maculipennis* bei verschiedenen Temperaturen und Luftfeuchtigkeiten. — Arch. Schiffs- u. Tropenhyg. 37, Beiheft 1, 80 pp.
- MELLANBY, K. (1932). The effect of atmospheric humidity on the metabolism of the fasting mealworm (*Tenebrio molitor*). — Proc. Roy. Soc. London, ser. B 111, 376-390.
- MELLANBY, K. (1934). The site of water loss from insects. — Proc. Roy. Soc. London, ser. B 116, 139-149.
- MELLANBY, K. (1935). The evaporation of water from insects. — Biol. Rev. 10, 317-333.
- NOIROT, CH. (1949). Le développement des neutres chez les termites supérieurs : II. Nasutitermitinae. — C. R. Acad. Sci. Paris 228, 2053-2054.
- NOIROT, CH. (1955). Recherches sur le polymorphisme des termites supérieurs (Termitidae). — Ann. Sci. Nat. Zool. sér. 11 17, 399-595.
- NOYES, B. (1930). The peripheral sense organs in the termite, *Zootermopsis angusticollis*. — Univ. Calif. Publ. Zool. 33, 259-286.
- PENCE, R. J. (1956). The tolerance of the drywood termite, *Kaloterme minor*, to desiccation. — J. econ. Ent. 49, 553-554.
- PERTTUNEN, V. (1955). The effect of antennectomy on the humidity reactions of normal and desiccated specimens of *Schizophyllum sabulosum*. — Ann. Ent. Fenn. 21, 157-162.

- PIELOU, D. P. (1940). The humidity behaviour of the mealworm beetle, *Tenebrio molitor*: 2. The humidity receptors. — J. exp. Biol. 17, 295-306.
- RICHARD, G. (1949). La répartition des sensilles sur les pattes du *Calotermes flavicollis*. — Bull. Soc. Zool. France 74, 77-84.
- RICHARD, G. (1950 a). L'innervation et les organes sensoriels de la patte du termite à cou jaune (*Calotermes flavicollis*). — Ann. Sci. Nat. Zool. sér. 11 12, 65-83.
- RICHARD, G. (1950 b). Les termites à Banyuls. — Vie et Milieu 1, 95-96.
- RICHARD, G. (1950 c). Le phototropisme du termite à cou jaune (*Calotermes flavicollis*) et ses bases sensorielles. — Ann. Sci. Nat. Zool. sér. 11 12, 485-604.
- RICHARD, G. (1951). L'innervation et les organes sensoriels des pièces buccales du termite à cou jaune (*Calotermes flavicollis*). — Ann. Sci. Nat. Zool. sér. 11 13, 397-411.
- RICHARD, G. (1954). Organogénèse des nerfs et des trachées alaires du termite *Calotermes flavicollis*. — Ins. Soc. 1, 177-188.
- ROTH, L. M. & WILLIS, E. R. (1951 a). Hygroreceptors in adults of *Tribolium*. — J. exp. Zool. 116, 527-570.
- ROTH, L. M. & WILLIS, E. R. (1951 b). Hygroreceptors in Coleoptera. — J. exp. Zool. 117, 451-488.
- ROTH, L. M. & WILLIS, E. R. (1952). Possible hygroreceptors in *Aedes aegypti* and *Blattella germanica*. — J. Morph. 91, 1-14.
- SJÖSTEDT, Y. (1925). Revision der Termiten Afrikas (3. Monographie). — Kungl. Sv. Vet. Akad. Handl. Ser. 3, 3, nr. 1, 419 pp.
- SNYDER, T. E. (1949). Catalogue of the termites (Isoptera) of the world. — Smiths. Misc. Coll. 112, 490 pp.
- SOLOMON, M. E. (1951). Control of humidity with potassium hydroxide, sulphuric acid or other solutions — Bull. ent. Res. 42, 543-554.
- STOKES, A. C. (1893). The sense organs on the legs of our white ant, *Termes flavipes*. — Science 22, 273-276.
- STRICKLAND, M. (1950). Differences in toleration of drying between species of termites (*Reticulitermes*). — Ecology 31, 373-385.
- UVAROV, B. P. (1931). Insects and climate. — Trans. Ent. Soc. London 79, 1-247.
- VERRON, H. (1955). Les réactions des abeilles à l'humidité. — Ins. Soc. 2, 57-62.
- WIGGLESWORTH, V. B. (1932). On the function of the so-called "rectal-glands" of insects. — Quart. J. micr. Sci. 75, 131-150.
- WIGGLESWORTH, V. B. (1945). Transpiration through the cuticle of insects. — J. exp. Biol. 21, 97-114.
- WIGGLESWORTH, V. B. (1953). The principle of insect physiology, 5th ed. — London.
- WIGGLESWORTH, V. B. (1955). Physiologie der Insekten, übers. von LÜSCHER. — Basel.
- WILLIAMS, O. L. (1946). Some factors limiting the distribution of termites. — p. 42-49, in: Termites and termite control, ed. by KOFOID. 2nd ed. — Berkeley.

VI. ZUSAMMENFASSUNG.

1. In der vorliegenden Arbeit wurde der Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Lebensdauer und auf das Verhalten von vier Termitenarten verschiedener Herkunft und von verschieden hoher sozialer Differenzierung verglichen. Untersucht wurden *Kalotermes flavicollis* und *Reticulitermes lucifugus* (Mediterrane

Arten), *Zootermopsis nevadensis* (Amerikanische Feuchtholztermiten) sowie *Nasutitermes arborum* (aus Baumnestern von der Elfenbeinküste).

2. Um die Widerstandsfähigkeit dieser Termiten gegenüber Trockenheit zu prüfen, wurde bei Hungertieren die Lebensdauer in verschiedenen Feuchtigkeitsstufen bestimmt. Es bestätigte sich, daß die Termiten ganz allgemein auf hohe Luftfeuchtigkeit angewiesen sind, indem nämlich die Lebensdauer in trockener Luft bedeutend kürzer ist als in feuchter. Bei *Nasutitermes* konnte gezeigt werden, daß diese Art zu Gruppen vereint widerstandsfähiger ist, d. h. die Trockenheit im sozialen Verband besser übersteht.

3. Die zwischen den untersuchten Arten gefundenen Unterschiede in der Trockenheitsresistenz stimmen weitgehend mit den Feuchtigkeitsverhältnissen ihrer Biotope überein.

4. Was nun das Verhalten anbelangt, so wurden die Reaktionen der Termiten gegenüber Luftfeuchtigkeit in 30 cm langen Gradienten geprüft, deren Feuchtigkeitsmaxima entweder in der Mitte oder an einem Ende der Orgel lagen. Mit Einzeltermitten konnten keine brauchbaren Ergebnisse erzielt werden; bei Verwendung von Zehnergruppen dagegen kommt eine charakteristische Einstellung in der Orgel zustande; sie ist allerdings mitbestimmt durch die Thigmotaxis und durch die Tendenz zu sozialer Gruppenbildung. Das Verhalten ist zudem abhängig vom physiologischen Zustand der Termiten, von der Größe der gebotenen Luftfeuchtigkeitsdifferenzen und vom Bereich, in welchem diese Differenzen liegen.

5. Die Intensität des Feuchtigkeitsbedürfnisses der vier Termitenarten kann gemessen werden an der verschiedenen Zeitdauer, die bis zum Auftreten der positiven Reaktion verstreicht: *Nasutitermes* reagiert innert einer Stunde, *Zootermopsis* nach 5—6 Stunden, *Reticulitermes* am 2. Tag und *Kaloterme*s am 3. Tag.

6. Es scheint, daß die Sinnesorgane, mit welchen Luftfeuchtigkeitsunterschiede wahrgenommen werden können, vornehmlich auf den Antennen liegen, da nämlich nach Amputation der Fühler eine entsprechende Orientierung nicht mehr möglich ist.

RÉSUMÉ.

1° Le présent travail avait pour but d'étudier l'influence de l'humidité de l'air sur la durée de la vie et sur le comportement de 4 espèces de termites, provenant chacune d'un biotope caractéristique, et représentant un certain degré de différenciation sociale. Il s'agissait des espèces suivantes : *Kaloterme flavicollis* et *Reticulitermes lucifugus* (espèces méditerranéennes), *Zootermopsis nevadensis* (termite américain du bois humide), ainsi que *Nasutitermes arborum* (termite arboricole de la Côte d'Ivoire).

2° Pour mettre en évidence la résistance au dessèchement, on mesure combien de temps peuvent survivre des termites à jeun, maintenus isolément à différents degrés d'humidité. Il a été démontré qu'un termite a besoin d'un haut degré d'humidité et que la durée de sa vie est plus courte en milieu sec qu'en milieu humide. Les *Nasutitermes* supportent mieux la sécheresse s'ils sont maintenus en groupes.

3° Les différences trouvées entre les espèces examinées correspondent bien aux conditions d'humidité caractérisant leur biotope particulier.

4° Les réactions des termites à l'humidité de l'air ont été étudiées dans des gradients, c'est-à-dire dans des couloirs clos de 30 cm de long, présentant le maximum d'humidité, soit au milieu des gradients, soit à ses extrémités. On ne peut obtenir des résultats valables avec des animaux isolés ; par contre.

lorsqu'on expérimente avec des groupes de 10 termites, il est facile de voir se former des amas d'individus dans une certaine partie des couloirs. Ce groupement est dicté non seulement par le besoin d'humidité, mais encore par l'attraction sociale des animaux et par leur sens thigmotactique. Ce comportement dépend en outre des conditions physiologiques intérieures des termites au moment de l'expérience, de l'importance des écarts d'humidité dans les gradients ainsi que de leur localisation dans un secteur relativement sec ou humide de l'échelle.

5^o L'intensité de l'hygrophilie est mesurée chez ces 4 espèces de termites par la longueur du temps qui s'écoule avant que la réaction hygrotactique ne devienne évidente; *Nasutitermes* réagit en 1 heure; *Zootermopsis* après 5 à 6 heures; *Reticulitermes* le deuxième jour, et *Kaloterme*s le troisième jour seulement.

6^o Il semble que des organes sensibles à l'humidité sont localisés sur les antennes; en effet, après amputation de ces dernières, les animaux ne sont plus capables de s'orienter vers la zone humide appropriée.

SUMMARY.

1. The present paper concerns studies on the influence of humidity on the duration of life and on the behaviour of four species of termites from different localities and of different social evolution. The four species are: *Kaloterme*s *flavicollis* and *Reticulitermes lucifugus* (drywood and subterranean termites from Southern Europe), *Zootermopsis nevadensis* (Californian dampwood termite), and *Nasutitermes arborum* (tree-nests from the Ivory Coast).

2. The resistance to dessication was determined by the longevity of single termites without food in different humidities. It is confirmed that the termites thrive best in very high humidities; in dry air their life is much shorter. Grouped workers or soldiers of *Nasutitermes* live longer in all humidities, i.e., the social factor increases their resistance.

3. The differences in the duration of life of the four termite species correspond well to the moisture conditions of their habitats.

4. The behaviour was tested by humidity reactions of the termites in 30 cm long gradients with the highest degree of humidity either in the middle or at one end of the chamber. Tests with single termites gave no results, but groups of 10 specimens showed a characteristic distribution, influenced by thigmotaxis and social attraction. Further the behaviour depends on the physiological state of the insects, on the differences of humidity offered to them and on the range in which these differences lie.

5. The four species differ in their requirements of humidity, i.e. in the time needed for positive reaction: *Nasutitermes* react within one hour, *Zootermopsis* within 5-6 hours, *Reticulitermes* on the second and *Kaloterme*s on the third day.

6. It seems that the humidity receptors are mainly situated on the antennae, the humidity reactions being eliminated after antennectomy.

Curriculum vitae.

Am 10. Februar 1925 wurde ich, *Wolfgang Willi Eberhard Ernst*, von Laufen/BE, als Sohn des verstorbenen Keramikingenieurs Kurt Ernst und seiner Gattin Gertrud, geb. Heinze, in Kleindembach/Thüringen geboren. Seit 1930 in Laufen wohnhaft, besuchte ich dort die Primar- und Sekundarschulen. Im Frühling 1938 trat ich ins Gymnasium der Kantonsschule Solothurn über, wo ich im Herbst 1942 die Maturitätsprüfung bestand. Anschließend wurde ich in den deutschen Wehrdienst eingezogen. Im Herbst 1946 immatrikulierte ich mich an der Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Basel und nahm mein Studium in Zoologie als Hauptfach, Botanik, Chemie und Bakteriologie-Hygiene auf. Ich habe während meines Studiums die Vorlesungen und Praktika folgender Dozenten besucht: Erlenmeyer, Geiger-Huber, Geigy, Handschin, Huber, Lüscher, Mislin, Nüesch, Portmann, Reichstein, Schlittler, Schüepp, Tomcsik und Vischer. Seit dem Wintersemester 1948/49 arbeite ich im Schweizerischen Tropeninstitut, wo ich im Herbst 1949 unter der Leitung von Prof. Dr. R. Geigy mit der vorliegenden Dissertation begann. Im April 1954 wurde ich daselbst als wissenschaftlicher Assistent zur Betreuung der Termitenabteilung angestellt. Im September 1955 erwarb ich das schweizerische Bürgerrecht.

